Cytologische Untersuchungen an *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia wettsteinii*

Mit 20 Abbildungen im Text und 2 Tafeln

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Karl Ludwig Schulze
aus Aachen

Tag der Promotion: 5. Juli 1939
Tag der mündlichen Prüfung: 14. Dezember 1938

1939

N 29

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548011_0233

Cytologische Untersuchungen an *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia wettsteinii*

Mit 20 Abbildungen im Text und 2 Tafeln

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Karl Ludwig Schulze
aus Aachen

Tag der Promotion: 5. Juli 1939
Tag der mündlichen Prüfung: 14. Dezember 1938

1939

Referenten: Prof. Dr. M. Hartmann
Prof. Dr. K. Noack

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus dem
Archiv für Protistenkunde
Bd. 92 1939
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem und A. Pascher in Prag
Verlag von Gustav Fischer, Jena

Lippert & Co. G.m.b.H., Naumburg (Saale)
Printed in Germany

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Einleitung 179
B. Material und Technik 180
C. Bisheriger Stand der Kenntnisse, besonders im Hinblick auf die Cytologie 181
D. Offene Fragen 185
E. Die Vorgänge am Kernapparat während des Ablaufs der normalen Entwicklung 185
1. Der Primärkern 185
a) Sein Wachstum 185
b) Sein Zerfall 191
c) Die Sekundärkernbildung 196
d) Anhang 202
2. Die Bildung der Cysten 203
3. Die Reifung der Cysten 209
4. Zählungen 215
F. Diskussion 217
G. Zusammenfassung 222
H. Literaturverzeichnis 224

A. Einleitung.

Im Jahre 1931 machte Hämmerling die Feststellung, daß *Acetabularia mediterranea* entgegen den bisherigen Annahmen während ihres vegetativen Wachstums, d. h. bis zur fertigen Ausbildung des maximalen Hutes, eine einkernige Zelle ist. Dadurch wurde die

Alge zu einem günstigen Objekt für eingehende Forschungen über Fragen entwicklungsphysiologischer Art. Eine besondere Erweiterung erhielten diese Arbeiten dadurch, daß die von SCHUSSNIG (1930 a) entdeckte *Acetabularia wettsteinii* sich offenbar auch als einkernig erwies (unveröff. HÄMMERLING). Zu den Untersuchungen über Sexualität, Formbildung, Regeneration und Polarität kamen damit noch die über Transplantationen zwischen den beiden Arten hinzu, die für entwicklungsphysiologisch-genetische Fragen von Bedeutung sind (HÄMMERLING, 1932, 1934, 1936).

Als Ergänzung zu diesen Arbeiten erschien es wünschenswert, die bereits begonnene cytologische Untersuchung der beiden Formen weiter fortzusetzen, um dem morphologischen Entwicklungszyklus einen karyologischen in Parallele zu setzen. Auch für die Frage der Beziehungen zwischen Formbildungsvorgängen und Veränderungen am Kernapparat ist eine genaue Kenntnis der Cytologie Voraussetzung.

Ich möchte an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. M. HARTMANN für sein stetes Interesse an der Arbeit meinen herzlichen Dank aussprechen. Vor allem aber auch Herrn Dr. HÄMMERLING, der mir sein reichhaltiges Material an lebenden Pflanzen und fertigen Präparaten zur Verfügung stellte.

B. Material und Technik.

Das Material für die cytologischen Untersuchungen entstammte den Kulturen Herrn Dr. HÄMMERLINGS. Alles Nähere über die Herkunft und die Kulturmethode ist bereits beschrieben (HÄMMERLING, 1931/32). Die gut ausgebildete Kulturtechnik gab die Voraussetzung dafür, alle Entwicklungsstadien in größerem Umfange in die Hand zu bekommen und sie einwandfrei zu seriieren. An Freilandmaterial hätte das nicht mit der unbedingt notwendigen Vollständigkeit geschehen können.

Von der cytologischen Technik aus betrachtet ist *Acetabularia* ein recht ungünstiges Objekt. Die Vorgänge am Primärkern älterer Pflanzen an Schnitten zu untersuchen, erschien aussichtslos. Die wesentlichen Stadien waren zunächst nur schwer zu identifizieren. Die dickwandigen Rhizoide schneiden sich schlecht und man hätte sehr viel Material verbraucht, ehe ein Aufschluß gewonnen war. Es wurde daher mit Totalpräparaten gearbeitet. Die üblichen Kernfärbungen ergaben dabei zu unsichere Resultate, da sie meist Zellwand und Plasma zu stark mitfärbten. Die FEULGEN-Methode führte

leider auch nicht zum Ziel, da die Zellwände offenbar sehr reich an Aldehyden sind, so daß sie sich undurchsichtig rot färbten. Nach zahlreichen Versuchen erwiesen sich dann das Gallozyanin, das Anthracenblau und das Chromalaunkarmin nach Fyg als am geeignetsten. Besonders gute Resultate speziell bei der Untersuchung des Primärkerns wurden nach folgender Methode erzielt: Fixierung in einem der bewährten Gemische, darauf Färbung in einer konzentrierten wässerigen Lösung von Azokarmin, die mit Essigsäure angesäuert wurde. Danach Differenzierung in 80proz. Anilinalkohol. Diese Methode gestattet vor allem bei *A. med.* den Primärkern im totalen Rhizoid so klar herauszudifferenzieren, daß man ihn unter einer schwachen Lupe gut findet und sogar gänzlich frei präparieren kann. Gut gelungene Anthracenblaupräparate gestatten das auch manchmal. An Fixierungsmitteln wurde meist das Gemisch von San Felice und Nawaschin benutzt. Die Gemische wurden stets mit Seewasser angesetzt. Bouin war unbrauchbar, vor allem bei der Cystenfixierung. Für Übersichtsbilder wurde öfter mit Erfolg das Gemisch von Dammann benutzt. Am besten war die Fixierung nach Flemming-Benda. Es ergaben sich dabei jedoch große Schwierigkeiten, wenn man Schnitte mit Eisenhämatoxylin oder Feulgen färben wollte. Die Untersuchung der Cysten mußte fast ausschließlich an Schnitten erfolgen. Die dicke Zellwand erschwerte sowohl die Fixierung als auch das Schneiden. Nach Flemming-Benda war eine 7—8stündige Behandlung der *A. med.*-Schnitte mit SO_2-Spülflüssigkeit notwendig, ehe bei der Feulgen-Färbung die Kerne klar hervortraten. Für Übersichtsbilder leistete bei den Cysten die Karmin-Essigsäure gute Dienste. Für Chromosomenzählungen war sie nicht vorteilhaft, da bei den rein intranucleären Mitosen von *Acetabularia* infolge zu starker Mitfärbung des Kernraumes und des Plasmas die Chromosomen nicht klar genug hervortraten. Zu den mikrophotographischen Aufnahmen wurde vor allem die Miflexkamera verwendet.

C. Bisheriger Stand der Kenntnisse, besonders im Hinblick auf die Cytologie.

Im Jahre 1880 berichtete Schmitz zum ersten Male darüber, daß er bei der Dasycladacee *Acetabularia mediterranea* im protoplasmatischen Wandbelag des Hutes zahlreiche Zellkerne gefunden habe. Diese Kerne sollen vielmals kleiner gewesen sein, als die Chloroplasten. Er erinnerte dabei an die Beobachtungen, die Woronin

(1862) als erster über die Vorgänge bei der Cystenbildung dieser Alge gemacht hatte. WORONIN sah kurz vor der Cystenbildung im grünen Wandbelag der Hutkammern eine Anzahl regelmäßig verteilter runder, heller Flecke auftauchen. Um jeden dieser Flecke ballte sich dann Chlorophyll und Plasma zu scheibenförmigen Körpern, die sich schließlich unter Abrundung von der Membran der Hutkammer ablösten und so die Cysten ergaben. WORONIN hatte diese hellen Flecke für kleine Höhlungen oder Löcher in den Cysten gehalten. Jedoch schon DE BARY (1877) hatte vermutet, daß sie „wohl einem Zellkern entsprechen dürften", da sie „als Anziehungsmittelpunkt für je eine Plasmaportion erschienen". SCHMITZ schloß sich dieser Deutung an und führte weiter aus, daß die hellen Flecke viel größer und viel weniger zahlreich als seine winzigen Kerne seien. „Es müssen somit vor der Sporenbildung allerlei Vorgänge mit den Zellkernen dieser Pflanze stattfinden, vielleicht ausgedehnte Kopulationen, ähnlich wie sie BERTHOLD für *Derbesia* jüngst beschrieben hat."

Obwohl es, wie bereits HÄMMERLING (1931) hervorhob, sehr wahrscheinlich ist, daß SCHMITZ damals überhaupt keine richtigen Kerne gesehen hat, und obwohl der Schluß vom „Anziehungsmittelpunkt für eine Plasmaportion" auf die Kernnatur recht gewagt ist, so trifft der angeführte Satz von SCHMITZ doch zum Teil zu. Es ist richtig, daß die „weißen Flecke" die Lage je eines Kernes angeben und es spielen sich auch allerlei Veränderungen an ihnen ab. Nur die spekulativ vermuteten ausgedehnten Kopulationen haben sich nicht bestätigt.

In den späteren Arbeiten über *A. med.* werden die Gedankengänge von SCHMITZ nicht mehr erwähnt. Nur eines nahm man von da ab als höchstwahrscheinlich an, die Vielkernigkeit von *Acetabularia*, und mit Bezug auf die übrigen Arbeiten von SCHMITZ die Vielkernigkeit der Dasycladaceen überhaupt. SOLMS-LAUBACH (1895) ist zwar im Zweifel, ob die Kerne, die er im Stiel fand, wirklich Kerne sind. Da aber GRUBER später in OLTMANNS Handbuch (1904, 1. Aufl.) eine mehrkernige Cyste abbildete, so nahm man das als eine neue Bestätigung der Vielkernigkeit an. Die Einwände, die ARNOLDI (1912) dagegen machte, erkannte OLTMANNS mit Recht nicht an. H. PRINTZ (1927, in: ENGLER-PRANTL, Die nat. Pflanzenfam.) gibt für die Dasycladaceen ganz allgemein an: „Die Zellen enthalten ein wandständiges Plasma, in dem sich zahlreiche Zellkerne und zahlreiche kleine Chromatophoren finden." SCHUSSNIG berichtete dann 1929 bei der von ihm entdeckten *A. wettst.*, daß sowohl die vege-

tativen Hüte als auch die Cysten von Anfang an mehrkernig seien [1]).

Es war daher überraschend, als Hämmerling (1931) feststellte, daß *A. med.* während ihres vegetativen Lebens nur einen einzigen sehr großen Zellkern besitzt, der stets in einem der Ästchen des Rhizoids liegt. Andere Kerne waren während des vegetativen Lebens nicht zu finden. Erst kurz vor der Cystenbildung traten im Rhizoid und Stiel viele kleine Kerne auf. Hämmerling schloß daraus, daß der Primärkern sich vor der Cystenbildung in viele kleine Sekundärkerne aufteile, die dann durch den Stiel in den Hut hinaufgelangen und dort als Bildungsherd für die Cysten dienen. Die Cysten werden einkernig angelegt. In den Cysten fand er später Kernteilungen, so daß feststand, daß sie im Lauf der Zeit vielkernig werden.

Rein morphologisch ist besonders *A. med.* eingehend an vielen Stellen beschrieben. Bereits Strassburger (1877) hatte erkannt, daß die Schwärmer, die im Frühjahr aus den Cysten entlassen werden, Gameten sind, wobei es heute seltsam anmutet, wenn er damals schrieb, daß ihnen jede Spur eines Zellkernes fehle. Er sah diese Gameten kopulieren, und de Bary (1877) konnte die Keimung der Zygoten näher verfolgen. Sie lassen einen zarten zylindrischen Faden aus sich hervorgehen, der auf seiner Unterlage mit einem verästelten Rhizoid befestigt ist. An diesem Faden, der ein reines Spitzenwachstum zeigt, entstehen nacheinander eine Reihe feiner Haarkränze, die sog. sterilen Wirtel. Im Herbst stirbt die Alge ab, aber nicht ganz. de Bary fand, daß ein besonders ausgezeichneter Teil des Rhizoids, den er Basalblase nannte, überwintert. Im allgemeinen ist der Thallus und besonders das Rhizoid stark verkalkt und besitzt kräftig verdickte Zellwände. Nur ein Teil des Rhizoids bleibt immer zartwandig und fällt durch sein dichtes, ganz von Stärkekörnchen erfülltes Plasma sofort auf. Dies ist eben jene Basalblase. Aus ihr treibt im nächsten Frühjahr wieder ein Stiel aus, der seine Haarwirtel entfaltet. Dies soll sich nach de Bary eine nicht genau anzugebende Zahl von Jahren hindurch wiederholen (wohl 3—4). Dann entstehen jedoch nicht nur sterile Wirtel, sondern es differenziert sich endständig ein gekammerter „Hut“ oder „Schirm“ heraus. In diesem sog. fertilen Wirtel entstehen während des Juli/August die Cysten. Der Hut zerfällt später, so daß die Cysten frei

[1]) Nach einer brieflichen Mitteilung an Herrn Dr. Hämmerling hält es Schussnig jetzt jedoch für möglich, daß er damals Hüte vor sich hatte, in die gerade kleine Kerne aus dem Stiel eingewandert waren, die also kurz vor der Cystenbildung standen (vgl. auch Abschn. F, p. 35).

werden. Im Frühjahr schwärmen aus ihnen die Gameten und der Entwicklungszyklus beginnt von neuem. Hierzu kann man im OLTMANNS und im ENGLER-PRANTL eine Reihe von Abbildungen finden. Dazu kommen ferner die Daten SCHUSSNIGS über *A. wettst.* und die zahlreichen Angaben und Abbildungen in den Arbeiten HÄMMERLINGS, die, in tabellarischer Form zusammengefaßt, ein Bild von der Entwicklung und den Unterschieden der beiden *Acetabularia*-Arten vermitteln. Eine solche Tabelle, zusammen mit zwei Abbildungen, mag hier zur Charakterisierung genügen (Abb. 1 u. 2).

Abb. 1. *Acetabularia mediterranea*, erwachsene Pflanze. Vergr. 1,7×.

Abb. 2. Erwachsene *A. med.* und *A. wettst.* zum Vergleich nebeneinander. Vergr. 3,6×.

	A. med.	*A. wettst.*
Stiellänge b. Hutbildg.	bis 5 cm	bis 1 cm
Hut	Kammern eng verbunden Max. Durchm. 0,7—1,2 cm mit Corona sup. und inf. ca. 75—90 Kammern	Kammern lockerer, blasiger Max. Durchm. 0,3—0,5 cm nur Corona superior ca. 13—18 Kammern
Cysten	meist oval 8—15000 pro Hut	rund ca. 1—2000 pro Hut
Gametenbildung	In ca. 2—3 Monate alten Cysten (in Kultur)	nach ca. 10—20 Tagen

D. Offene Fragen.

Obgleich besonders bei *A. med.* auf Grund der bisherigen Ergebnisse schon ein recht eingehendes Bild der Entwicklung gegeben werden kann, so bleiben doch noch eine Reihe von Fragen zu klären. Vor allem betrifft das die genaueren Einzelheiten beim Zerfall des Primärkerns, die Entstehung der Sekundärkerne und die Vorgänge in den Cysten. Es war noch nichts bekannt über Chromosomenzahlen und den Ort der Reduktionsteilung. Erst wenn über den Zerfall des Primärkerns Aufschluß gewonnen wäre, würde sich auch näheres über dessen Natur sagen lassen. Es bestand die Möglichkeit, daß dieser ungewöhnlich große Kern irgendwie polyploid oder polyenergid wäre. Genau das gleiche gilt in noch stärkerem Maße für *A. wettst.*, zumal hier Angaben von Schussnig (1929, 1930 b, c) vorliegen, die mit den Befunden an *A. med.* nicht vereinbar sind. Abgesehen von der Vielkernigkeit des Thallus, die er möglicherweise für einen Irrtum hält, hatte er kurz berichtet, daß die Reduktionsteilung an den „primären Cystenkernen" ablaufe und daß daher die Cysten als ein erheblicher Rest der Haplophase zu betrachten seien. Eine Entscheidung darüber war auch erst an Hand neuer cytologischer Befunde zu erwarten. Ebenso würde sich dann zwischen den verschiedenen Deutungen entscheiden lassen, die die Gebilde in den Hutkammern erfahren hatten. Sie waren als Sporen, Aplanosporen, Cysten und Gametangien aufgefaßt worden.

Darüber hinaus schien der Versuch interessant, von den bei *A. med.* und *A. wettst.* gewonnenen Kenntnissen auf die übrigen Acetabularieae Schlüsse zu ziehen. Denn es schien von vornherein nötig, wie bereits Hämmerling (1931) hervorhob, für die Familie der Dasycladaceae das Merkmal der Vielkernigkeit in seiner allgemeinen Gültigkeit einzuschränken.

E. Die Vorgänge am Kernapparat während des Ablaufs der normalen Entwicklung.

1. Der Primärkern.

a) Sein Wachstum.

Am besten läßt sich das Wachstum des Primärkerns an einer Keimlingsserie verfolgen. Es wurden dazu Deckgläser in einer Petri-Schale mit Erdschreiberlösung ausgelegt und gerade schwärmende Cysten hinzugefügt. Man kann auch Gameten auf Deckgläsern zur Kopulation bringen und diese dann weiter verarbeiten.

Von der großen Zahl entstehender Zygoten setzten sich immer eine genügende Menge auf den Deckgläsern fest. Die Zygoten keimen sehr gut. Man braucht dann nur in beliebigen Abständen die Deckgläser zu verarbeiten, um stets Material von genau bestimmtem Alter zu haben. Nach ca. 2 Monaten lösten sich allerdings die Pflänzchen von ihrer Unterlage ab. Die Flöckchen, die dabei aus dem Keimlingsrasen entstanden, ließen sich jedoch ebenfalls noch gut verarbeiten. Bei *A. med.* war eine derartige Untersuchung bereits durchgeführt (Hämmerling, 1931). Bei *A. wettst.* noch nicht. Es zeigte sich, daß bei *A. wettst.* im wesentlichen dieselben Verhältnisse vorliegen, wie bei *A. med.* (Abb. 3a—g). Genau wie dort ist der Zygotenkern ein etwas vergrößerter Gametenkern, ohne nachweisbaren Nucleolus. Erst nach etwa 3—5 Tagen tritt er deutlich auf. Er ist zunächst klein und kompakt. Mit zunehmendem Alter und zunehmender Größe des Keimlings wächst auch der Kern, und zwar offenbar stetig. Das Größenverhältnis zwischen Zelle und Kern verschiebt sich dabei immer mehr zuungunsten des Kernes. Ein Unterschied gegenüber *A. med.* tritt jedoch allmählich immer klarer hervor, und das ist der Bau des Nucleolus. Zwar wächst er hier wie dort gewaltig heran, so daß er schon nach kurzer Zeit zur auffälligsten Kernkomponente wird. Sein Wachstum erfolgt jedoch etwas anders. Bei *A. med.* bildet sich im Normalfall ein vielfach verschlungenes Knäuel von wurstförmig gewundener Nucleolarsubstanz heraus, die stark von Vakuolen durchsetzt erscheint (Abb. 4 u. 6a). Bei *A. wettst.* dagegen sieht man, daß nach etwas mehr als einem Monat im Nucleolus eine Anzahl heller kleiner Vakuolen aufzutauchen beginnt (Abb. 3e). Mit dem Wachstum des Nucleolus nimmt auch die Größe und die Zahl dieser Vakuolen zu (Abb. 3f). Beim erwachsenen Primärkern (in Kultur nach 5—7 Monaten) liegen die Verhältnisse so, daß der Nucleolus als eine Masse dunkel gefärbter Körnchen erscheint, die eine große Zahl farbloser Vakuolen umhüllen (Abb. 3g). Die Grenzen dieses Nucleolus gegenüber der Kerngrundsubstanz sind zum Teil verwischt. Die großen Vakuolen sind wohl den kleineren von *A. med.* homolog, und die dunkel gefärbte körnige Masse entspricht der wurstförmigen Nucleolarsubstanz von *A. med.* Besonders sprechen dafür die Schnitte durch den Primärkern von *A. med.* (Abb. 4). Der Nucleolus erscheint hier als ein dickwandiges Rohr mit unregelmäßigem Lumen und zahlreichen kleinen Hohlräumen in der Wandung (Vakuolen). Durch Vergrößerung und Abrundung der einzelnen Vakuolen und diffussere Verteilung der dunklen Nucleolarsubstanz würde man zum *A. wettst.*-Typus kommen.

In einigen besonders günstigen Fällen gelang es, die Primärkerne von *A. med.* und *A. wettst.* im Leben zu beobachten (Abb. 5). Es zeigte sich dabei, daß die wurstförmige, stark entwickelte Nucleo-

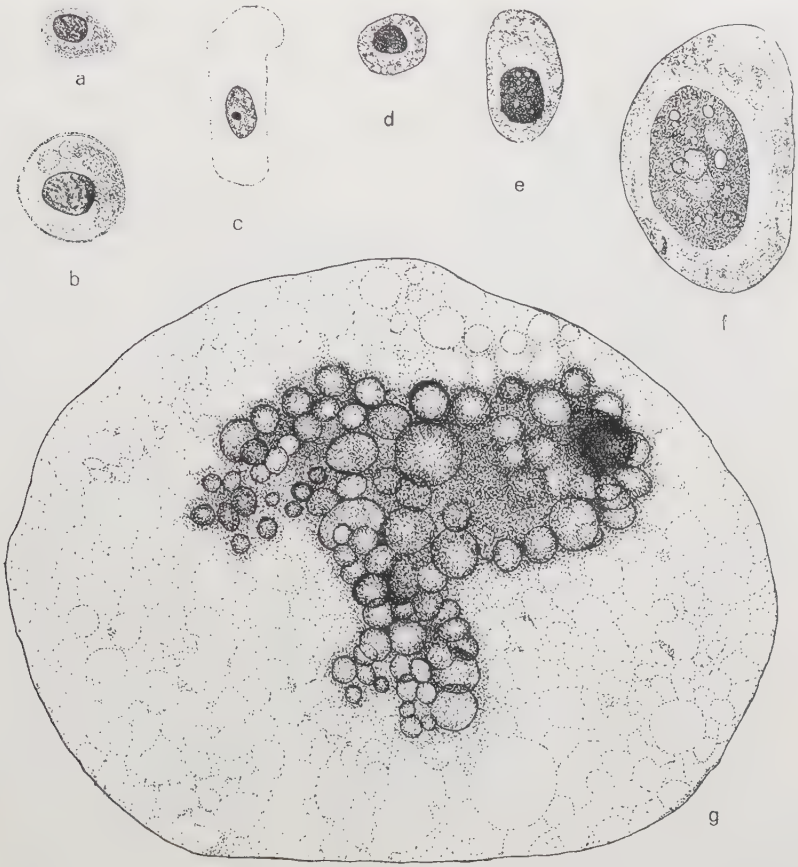


Abb. 3. Das Wachstum des Primärkerns von *A. wettst.* a *A. wettst.*-Gamete Karmin-Essigsäure. b *A. wettst.* Keimling, 5 Tage alt, San Fel. Anthr. bl. c *A. wettst.* Keimling, 24 Tage alt, San Fel. Anthr. bl. d *A. wettst.* Keimling, 39 Tage alt, Fan Fel. Anthr. bl. e *A. wettst.* Keimling, 73 Tage alt, San Fel. Anthr. bl. f *A. wettst.* Max. Primärkern, ca. 5 Monate alt, San Fel. Gallocyanin. Vergr. durchweg ca. 2480×. Auf den Abb. 3c—g sind nur die Kerne dargestellt, auf Abb. 3b auch noch die Umrißlinie des Keimlings.

larmasse von *A. med.* auch im Leben vorhanden ist, ebenso der weniger scharf begrenzte, von großen Vakuolen durchsetzte Nucleolus von *A. wettst.* Die kleinen Vakuolen von *A. med.* waren im Leben nicht erkennbar. Das braucht jedoch nicht zu bedeuten, daß sie

nur Fixierungsartefakte sind. Die Kerne sind (besonders bei *A. wettst.*) immer ein wenig von anderen Zellbestandteilen verdeckt und daher nicht ganz ungestört zu beobachten. Auch die Lichtbrechungsunterschiede könnten zu gering sein. Die Kerngrundsubstanz erschien in beiden Fällen homogen. Die groben Strukturen, die in den Präparaten auftreten, sind demnach erst durch die Fixierung hervorgerufen.

Die Nucleoli von *A. med.* und *A. wettst.* sind nicht nur morphologisch eigenartige Gebilde. Sie verhalten sich auch gegenüber den

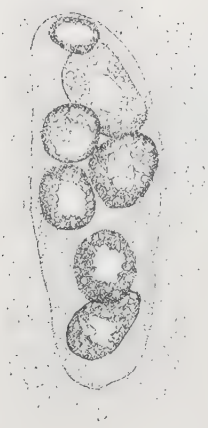


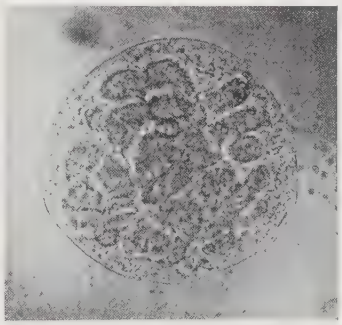
Abb. 4. Schnitt durch einen *A. med.*-Primärkern, San Fel., Gent. viol. Vergr. ca. 1240 ×.

Abb. 5. Lebendaufnahme eines jungen *A. med.*-Primärkerns, 3—4 Monate alt. Vergr. ca. 220 ×.

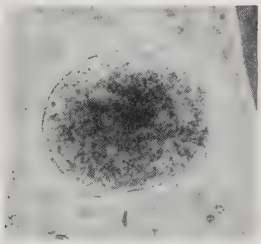
meisten Farbstoffen anders, als man es sonst gewohnt ist. Bei fast allen Kernfärbungen speichern sie so gut wie ausschließlich den Farbstoff. Je selektiver die Färbung ist, desto farbloser erscheint die Kerngrundsubstanz. Selbst nach Karmin-Essigsäure ist hauptsächlich der Nucleolus gefärbt. Nur die Vakuolen bleiben stets blaß. Nach MANNscher Färbung tritt jedoch das normale Bild auf, Nucleolus rot, Kerngrundsubstanz blaßblau (bezgl. FEULGEN siehe weiter unten).

Die Form des Primärkerns ist im allgemeinen die einer ziemlich dicken Linse oder Scheibe. Er erreicht bei beiden Arten in den

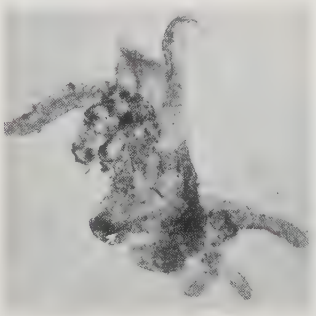
erwachsenen Pflanzen ungewöhnlich große Maße. In demselben Präparat, aus dem die Abb. 6a stammt, befand sich ein *A. med.*-Primärkern, von 125 μ Länge und 104 μ Breite. Der *A. wettst.*-Primärkern in Abb. 6b war 74 μ lang und 59 μ breit. Ein in Karmin-Essigsäure präparierter, ca. 5 Monate alter *A. wettst.*-Primärkern war 89 μ lang und 76 μ breit. Wenn man berücksichtigt, daß in den Präparaten die Kerne durch den Alkohol geschrumpft sind, so kann man sagen, daß die lebenden *A. med.*-Primärkerne sicher etwa $^1/_7$ mm groß werden, die von *A. wettst.* fast $^1/_{10}$ mm. Sie gehören damit zu den größten bisher beschriebenen Pflanzenkernen. Nur für die Eizellen verschiedener Gymnospermen (*Cycas*, *Zamia*, *Dioon*) sind noch größere Ab-



a



b



c

Abb. 6. a *A. med.*-Primärkern, San Fel. Feulgen. Vergr. ca. 415×. b *A. wettst.*-Primärkern, San Fel. Gallocyanin. Vergr. ca. 460×. c *A. wettst.*-Rhizoid total mit Primärkern. Vergr. ca. 28×. d *A. med.*-Rhizoid total mit Primärkern. Vergr. (Aufn. Dr. Hämmerling.)

messungen bekannt (n. Tischler, 1921/22). Im Verhältnis zur ganzen erwachsenen Pflanze sind sie jedoch winzig klein. Abb. 6c zeigt ein totales Rhizoid von *A. wettst.* Obwohl dies noch ein besonders übersichtlicher Fall ist, so steht doch der kleine schwarze Punkt, der den Primärkern darstellt, in gar keinem Verhältnis zum ganzen Rhizoid und noch viel weniger zur ganzen Pflanze. Für *A. med.* gilt das gleiche.

Die Untersuchung von nativem *A. med.*-Material, das Herr Dr. Hämmerling aus Neapel mitgebracht hatte, zeigte keinerlei Unter-

schiede im Bau des Kernes gegenüber den Kulturpflanzen. Es ist also in der Kultur lediglich die Entwicklungsgeschwindigkeit stark beschleunigt (7—9 Monate gegenüber einigen Jahren). Bei diesen Untersuchungen ergab sich gleichzeitig eine Aufklärung über die Natur der Basalblase, die de Bary so eingehend beschrieben hat (s. Kap. C.). In den Präparaten fällt sie neben den sehr dickwandigen, fast leeren Rhizoidästen sofort auf, durch ihre zarten Wände und vor allem durch das dichte, mit Stärkekörnchen angefüllte Protoplasma. Der Primärkern lag nun stets in einer der Aussackungen gerade dieses Rhizoidteiles. In der Natur stirbt nach de Bary im Herbst der *A. med.*-Thallus bis auf die Basalblase ab. Nur sie überwintert bis zum nächsten Frühjahr. Das bedeutet, daß in ihr gleichzeitig der Primärkern bis zur nächsten Vegetationsperiode überwintert. Wie die Verhältnisse in dieser Beziehung bei *A. wettst.* liegen, ist noch unklar, da von dieser Art nur Kulturmaterial vorlag. In der Kultur verwischen sich auch bei *A. med.* die Unterschiede zwischen Rhizoidästen (Haftorganellen) und Basalblase. Alle Rhizoidteile bleiben gleichmäßig grün und verdicken auch gleichmäßiger ihre Wände.

Aus den geschilderten Verhältnissen (vgl. Abb. 3 a—g) geht hervor, daß der Thallus von *A. wettst.* in genau demselben Sinne wie bei *A. med.* eine einkernige Zelle darstellt. Es konnten auch hier während des vegetativen Lebens (in dem in der Einleitung definierten Sinne) außer dem Primärkern keine weiteren Kerne gefunden werden. Der maximale Primärkern stellt demnach nur das Endstadium des Wachstums des Zygotenkernes dar. Dieses Wachstum ist von einer ungewöhnlichen Größenordnung. Der Durchmesser eines *A. med.*-Kernes nimmt dabei um etwa das Fünfzigfache zu und der eines *A. wettst.*-Kernes um etwa das Zwanzigfache. Es lag zunächst nahe, hier an Polyenergie oder Polyploidie zu denken. Bei den modernen Untersuchungen besonders großer tierischer Kerne (Drüsenkerne von *Drosophila*, *Chironomus*, *Gerris*) hat sich immer klarer gezeigt, daß man es dabei mit einer besonderen Form der Polyploidie zu tun hat (Bauer, Geitler, 1938). Für Pflanzenkerne sind derartige Polyploidieerscheinungen allerdings bisher noch nicht mit Sicherheit erwiesen worden. Auch bei *Acetabularia* waren während des Primärkernwachstums keinerlei Anzeichen für eine Vermehrung der chromosomalen Substanz zu entdecken. Insbesondere verliefen die Feulgen-Färbungen durchaus negativ. Die Primärkerne beider Arten blieben stets ungefärbt. Das zeigt zunächst, daß der Nucleolus offenbar keine chromosomale Substanz enthält, und ferner, daß diese Sub-

stanz wahrscheinlich im Kern nur in sehr fein verteilter Form vorliegt [1]).

Das Wachstum des Primärkerns ist demnach vor allem trophischer Art. Es werden hauptsächlich Kerngrundsubstanz und Nucleolarsubstanz vermehrt. Dabei bleibt es natürlich auch in diesem Falle unentschieden, ob der gewaltig entwickelte Nucleolus notwendig ist für gesteigerte trophische Leistung, oder ob er nur das Produkt einer solchen darstellt.

b) Sein Zerfall.

Die Schlußfolgerungen bezüglich der Natur des Primärkerns, die sich aus den Wachstumserscheinungen ableiten ließen, werden bestätigt und erweitert durch die Phänomene, die bei seinem Zerfall am Ende des Wachstums der Zelle auftreten (Stadium maximaler Hut). Hämmerling hatte bereits an einer Reihe von Pflanzen, die sich kurz vor bzw. in der Cystenbildung befanden, festgestellt, daß in ihnen kein Primärkern mehr vorhanden war. Statt dessen fanden sich im Rhizoid und auch im Stiel eine große Zahl kleiner Sekundärkerne, die offenbar aus dem Primärkern entstanden waren (vgl. Abschn. C.).

Das erste Anzeichen dafür, daß eine Pflanze bald Cysten bilden würde, war eine starke Abwanderung von Chloroplasten und Plasma aus Rhizoid und Stiel in den Hut hinein. Es schien damals, als sei zu diesem Zeitpunkt der Zerfall des Primärkerns immer beendet, so daß man durchaus auf den Zufall angewiesen wäre, um die vorhergehenden Stadien zu finden. Im Verlaufe der hier wiedergegebenen Beobachtungen stellte sich jedoch heraus, daß die Lage nicht ganz so hoffnungslos war. Mit der zunehmenden Zahl der Präparate kehrte sich die Auffassung der Verhältnisse sogar geradezu um. Es läßt sich jetzt sagen, daß der Zerfall des Primärkerns bei beiden Arten ein relativ langsamer Prozeß ist, der offenbar allgemein mit dem Stadium maximaler Hut zusammenhängt. *A. med.* erreicht diesen Zustand in Kultur nach etwa 7—9 Monaten, *A. wettst.* nach 5—7 Monaten. Unter „maximaler Hut" soll hierbei nicht ein Hut von genau bestimmter Größe verstanden werden, sondern vielmehr ein solcher, der nicht mehr merklich an Durchmesser zunimmt. Die Hüte können dabei ganz verschiedene Durchmesser haben (vgl. Abschn. E 4). Das Stadium „maximaler Hut" charakterisiert also die

[1]) Falls man nicht annehmen will, daß hier das „Chromatin" derart verändert ist, daß es nicht nach der Feulgen-Methode dargestellt werden kann.

erwachsene Pflanze. Genau genommen gehört eine wochenlange Beobachtung dazu, ehe man feststellen kann, ob eine Pflanze einen maximalen Hut hat oder nicht. Das ist für cytologische Untersuchungen meist nicht angängig, man würde zu oft „post festum" kommen. Es wurde daher so vorgegangen, daß aus einer Reihe von Kulturschalen, in denen sich gleich alte Pflanzen befanden, die größten und bestentwickelten herausgenommen wurden. Das geschah zu einem Zeitpunkt, da an einigen Pflanzen der gleichen Kulturreihe bereits Cystenbildung vor sich ging. Danach war einigermaßen gewährleistet, daß man wirklich erwachsene Pflanzen mit maximalen Hüten untersuchte. In dieser Weise gesammeltes Material ergab folgende Zahlen:

Präparationsnummer 40: *A. med.*, 26 Pfl., 7 Monate alt, mittlere bis maximale Hüte, einige Stiele blaßgrün.

Davon hatten: 7 (26,9 Proz.) einen intakten maximalen Primärkern,
11 (42,4 Proz.) Primärkerne mit mehr oder weniger starken Zerfallserscheinungen,
6 (23,1 Proz.) nur noch Reste des Primärkerns,
2 (7,6 Proz.) Mitosen bzw. Sekundärkerne im Rhizoid.

Von den untersuchten Pflanzen besaß also nur ein Viertel noch einen intakten Primärkern. Bei fast der Hälfte der Pflanzen befand er sich in Zerfall.

Noch krasser wird das Bild bei folgender Untersuchungsreihe:

Präparationsnummer 45: *A. med.*, 30 Pfl., ca. 9 Monate alt, maximale Hüte, Stiel grün, zum Teil milchiggrün.

Davon hatten: 16 (53,3 Proz.) Primärkerne mehr oder weniger in Zerfall,
6 (20 Proz.) keinen Primärkern mehr, aber auch keine Sekundärkerne,
8 (26,7 Proz.) Mitosen bzw. Sekundärkerne im Rhizoid.

Unter diesen Pflanzen befanden sich also überhaupt keine mehr mit einem intakten Primärkern. Über die Hälfte zeigte Zerfallsstadien. Die restliche Hälfte teilte sich überwiegend in solche, die sich in der Sekundärkernbildung befanden und solche, bei denen kein Primärkern mehr vorhanden war, aber auch keine Sekundärkerne gefunden wurden.

Für *A. wettst.* gilt das gleiche. Als Beleg dafür diene folgende Serie:

Präparationsnummer 58: *A. wettst.*, 68 Pfl., ca. 7 Monate alt, maximale Hüte, Stiel grün, teilweise blaßgrün.

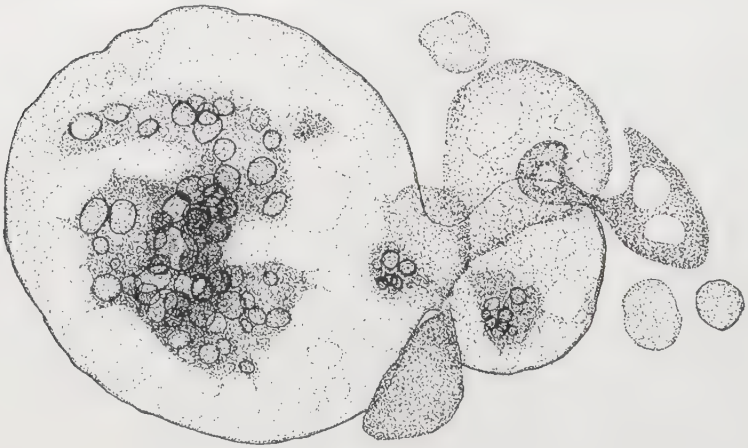
Davon hatten: 8 (11,7 Proz.) intakte Primärkerne.
52 (76,5 Proz.) Primärkerne in Zerfall bis Reste.
7 (10,3 Proz.) kein Primärkern mehr, aber auch keine Sekundärkerne,
1 (1,5 Proz.) Mitosen im Rhizoid (Sekundärkernbildung).

Hier befand sich demnach bei über drei Viertel aller Pflanzen der Primärkern in Zerfall, bzw. es waren nur noch Reste von ihm vorhanden. Nur etwa ein Achtel der Pflanzen besaß noch einen intakten Primärkern.

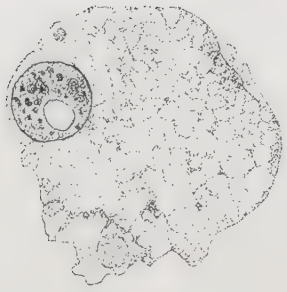
Diese Zahlen zeigen, daß 1. bei dem größten Teil aller voll erwachsenen Pflanzen der Primärkern sich mehr oder weniger in Zerfall befindet und 2. daß dieser Vorgang relativ langsam ablaufen muß, sonst könnte er nicht so häufig gefunden werden. So kurze Zeiten wie für die Sekundärkernbildung (ca. 24—48 Stunden) kommen jedenfalls für diesen Vorgang nicht in Betracht. Diese Beobachtungen ergeben interessante Beziehungen zu verschiedenen Befunden Hämmerlings und eröffnen auch neue experimentelle Ansätze. Doch soll darauf erst später eingegangen werden (s. Abschn. 1 d).

Rein morphologisch zeigt der Zerfall des Primärkerns eine große Formenmannigfaltigkeit. Jedoch lassen sich zwei Haupterscheinungen klar erkennen: 1. Abschnürung und 2. Zerklüftung. Jüngere Primärkerne von ca. 4 Monate alten Pflanzen haben noch glatte Konturen. Wohl können Unregelmäßigkeiten der Form und Oberfläche vorkommen, sie sind aber nicht so scharf begrenzt und großflächig. Die Zerfallskerne dagegen haben entweder eine stark wellige bis scharf zerklüftete Oberfläche, oder es schnüren sich große und kleine tropfige Teile von ihnen ab, oder beide Erscheinungen sind zusammen vorhanden (Abb. 7 a, b, 8 u. 9 a, b). In der Umgebung des Primärkerns liegen daher oft in großer Zahl Zerfallsprodukte, die sichtlich zunehmend vakuolisieren und degenerieren. Nucleolarsubstanz und Kerngrundsubstanz sind dabei unregelmäßig verteilt. Die Nucleolarsubstanz wird allmählich immer blasser und fällt offenbar der Auflösung anheim. In einer Reihe von Präparaten enthielt das Rhizoid gar keinen Primärkern mehr. Es fanden sich aber dafür, meist in einem Ästchen gehäuft, die beschriebenen Zerfallsprodukte. Als zeitlich anschließend sind wohl jene Präparate zu betrachten, in denen nur noch ein oder zwei „Restkörper“ gefunden werden konnten. Sie erscheinen fein granuliert und scharf kreisrund begrenzt. Ob sie das generative Material enthalten, läßt sich nicht entscheiden,

da es bei früheren Stadien des Primärkernzerfalls ähnliche Gebilde gibt, von denen man doch annehmen muß, daß sie degenerieren werden (vgl. Abb. 7 b). Die Deutung jener Präparate, in denen sich weder Reste des Primärkernes noch Sekundärkerne finden ließen, bereitet einige Schwierigkeiten (vgl. Präparat.-Nr. 45 u. 58, S. 192 u. 193).



7 a



7 b

Abb. 7. a *A. wettst.* Primärkernzerfall im Anfangsstadium, San Fel. Anthr. bl. Vergr. ca. 1600 ×. b *A. wettst.* Primärkernzerfall im fortgeschrittenen Stadium, Restkörper, San Fel. Chromalaun-Karm. Vergr. ca. 2480 ×.

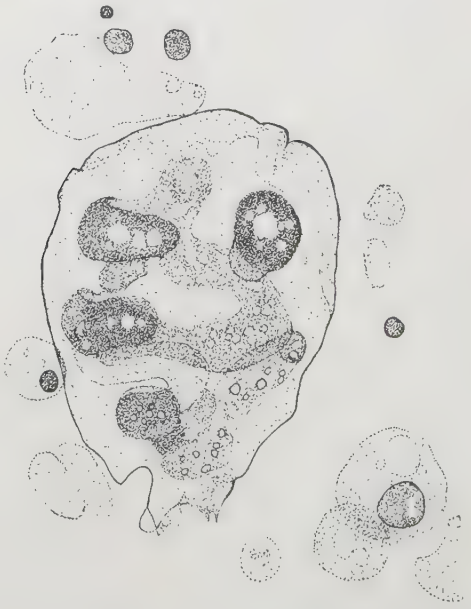
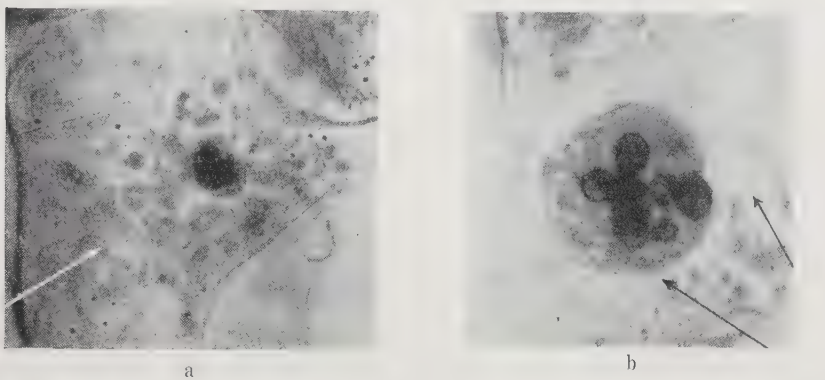


Abb. 8. *A. med.* Primärkernzerfall, DAMMANN, Anthr. blau. Vergr. ca. 1240 ×. (Ungestörte Lageverhältnisse, da aus einem Totalpräp.)

Es ist möglich, daß sich diese Fälle aus der Art der Präparation erklären. Die ziemlich spröden Rhizoide müssen nach der Färbung vor dem Einschluß in Harz mit Nadeln in ihre Ästchen zerlegt und ausgebreitet werden. Dabei können Verluste auftreten. Es wäre auch denkbar, daß in diesen Fällen der Primärkern abgestorben war, oder daß Störungen im Ablauf des Zerfalls eingetreten waren. Doch spricht gegen alle diese Deutungen die relativ hohe Zahl ihres Auftretens. Wahrscheinlicher ist wohl, daß zwischen dem Primärkernzerfall und dem Beginn der Sekundärkernteilungen eine gewisse Phase existiert, in der sich das, was vom Primärkern übriggeblieben ist und was offenbar das generative Material enthält, äußerst leicht



a b

Abb. 9. a *A. wettst.* Primärkernzerfall, Zerfallsprodukte in der Umgebung, San Fel. Anthracenblau. Vergr. ca. 210×. b *A. wettst.* Primärkernzerfall, wellige Kontur des Primärkerns und Zerfallsprodukte in der Umgebung, San Fel. Anthr. bl. Vergr. ca. 415×.

der Beobachtung entzieht. Aus den technischen Schwierigkeiten der Präparation heraus könnte man auch einwenden, daß vielleicht die Zerfallserscheinungen an den Primärkernen Artefakte wären, hervorgerufen durch Quetschungen usw. Das ist an sich schon unwahrscheinlich, da die Zerlegung der Rhizoide erst nach der Fixierung und Härtung erfolgt, so daß dann die Kerne eher zerbröckeln müßten, als so runde Tropfen bilden. Vor allem aber konnten auch an einigen unzerlegten Rhizoiden bei beiden Arten dieselben Befunde gemacht werden. So stellt z. B. Abb. 8 den Primärkernzerfall aus einem *A. med.*-Rhizoid mit ungestörten Lageverhältnissen dar. Weiterhin wäre es denkbar, daß bei den erwachsenen Pflanzen der Primärkern rein aus seinen physiologischen Funktionen heraus eine zerklüftete Oberfläche bekommt, ähnlich wie das bei Drüsenkernen vorkommt,

ohne daß dies etwas mit einem Zerfall zu tun hat. Doch spricht folgendes dagegen: Bei intakten Primärkernen wurden nie „Tropfen" (= Zerfallsprodukte) in der Umgebung gefunden. Dagegen waren sie bei fast allen mehr oder weniger zerklüfteten Kernen vorhanden (vgl. Abb. 6 b, 9 a u. b). Es wurden unter den Präparaten nur drei Ausnahmen dieser Regel festgestellt. Daraus läßt sich wohl schließen, daß die Zerklüftung eine Zerfallserscheinung ist.

c) Die Sekundärkernbildung.

So oft in den Präparationsserien die Zerfallsstadien des Primärkernes gefunden wurden, so selten waren zunächst die daran anschließenden Stadien der Sekundärkernbildung, besonders bei *A. wettst.* Das änderte sich erst, als bei der Auswahl der zu fixierenden Objekte genauer auf den Grad der Aufhellung des Stieles geachtet wurde. Vergleicht man junge *A. med.*-Pflanzen, deren Hüte noch in der Ausbildung sind, mit älteren erwachsenen Pflanzen, so fällt auf, daß bei den letzteren die Stiele fast durchweg eine hellere „blaugrüne" Färbung haben. Das kommt offenbar daher, daß bei ihnen weniger Chloroplasten in Rhizoid und Stiel enthalten sind, obwohl dort noch reichlich Plasma vorhanden ist. Da „leere" Rhizoide und Stiele eine weißliche Farbe haben, so entsteht durch die Mischung von Weiß und Grün jenes blaßgrüne Aussehen. Unter den voll erwachsenen Pflanzen finden sich nun hin und wieder solche, deren Stiel nicht nur blaßgrün ist, sondern eher als milchiggrün bezeichnet werden muß. An derartigen Pflanzen waren zuerst die späten Stadien des Primärkernzerfalls aufgefunden worden. Es ist eine Erfahrungstatsache, daß im Normalfall die Rhizoide und Stiele von Pflanzen, die bereits Cysten gebildet haben, „leer" erscheinen (vgl. Taf. 12 Fig. 19). Der plasmatische Inhalt des unteren Teiles der Pflanze ist samt den Chloroplasten bis auf wenige Reste in den Hut „hinaufgewandert". Man kann nun manchmal Pflanzen beobachten, bei denen der Inhalt von Rhizoid und Stiel inhomogen erscheint. Es sind darin Flöckchen erkennbar, die öfter straßenartig angeordnet sind und sich langsam aufwärts bewegen. Der Stiel erscheint in solchen Fällen streifig. Offenbar sind das Objekte, an denen sich gerade der Vorgang der „Plasmawanderung" abspielt. Sie stehen ganz kurz vor der Cystenbildung. Von allen diesen Stadien der Aufhellung fanden sich auch unter größerem Material immer nur wenige. Sie laufen also ziemlich rasch ab. Ausgenommen davon ist nur das erste, mit „blaßgrün" bezeichnete. Sie entsprechen im übrigen nur dem, was man als typischen Normalfall bezeichnet. Es gibt auch Pflanzen, bei denen

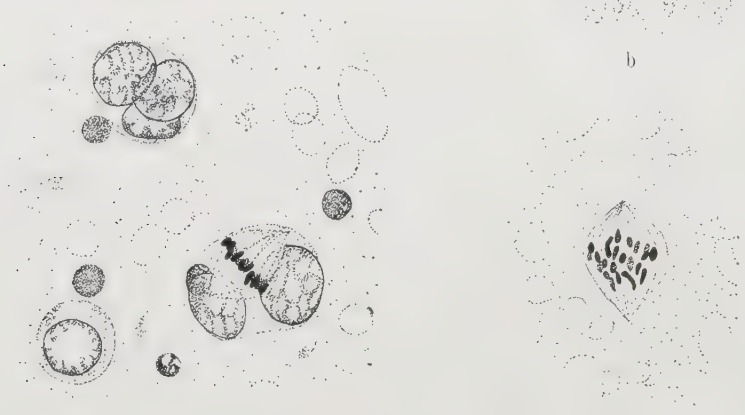
keinerlei Aufhellung des unteren Teiles der Pflanze erfolgt, die aber doch normale Cysten bilden. Immerhin boten diese Aufhellungsstadien die einzige Hilfe bei der Auswahl des zu fixierenden Materials, und gerade die Stadien der Sekundärkernbildung konnten mit einiger Wahrscheinlichkeit nur an derartigem Material erwartet werden. Meist wurde diese Erwartung auch bestätigt. Von vier im Stadium „Stiel milchiggrün" fixierten Pflanzen zeigten eine einen intakten Primärkern, und drei wiesen verschiedene Stadien des Primärkernzerfalls auf. Von sechs im Stadium „Stiel flockig bis streifig" fixierten Pflanzen befand sich bei zwei der Primärkern in Zerfall, eine ließ weder Primärkern noch Sekundärkerne erkennen und drei befanden sich in verschiedenen Stadien der Sekundärkernbildung.

Nun zu den Einzelheiten der Sekundärkernbildung selbst. Dazu ist zunächst zu bemerken, daß in keinem Falle Mitosen und Sekundärkerne beobachtet werden konnten, solange noch eindeutige größere Reste des Primärkernes vorhanden waren. Nur unter besonderen Bedingungen trat hier eine Ausnahme auf (s. Abschn. 1 d). Vor allem interessieren in diesem Zusammenhange die ersten Stadien der Sekundärkernbildung. Läge eine Polyenergie oder Polyploidie des Primärkernes vor, so wäre zu erwarten, daß bei seinem Zerfall gleichzeitig soviele normale Mitosen auftreten, als der Kern vorher Energiden enthielt, bzw. daß je nach dem Grade der Polyploidie eine Mitose mit sehr hohen Chromosomenzahlen gebildet würde. Davon ist jedoch nichts zu bemerken. Es läßt sich vielmehr bei beiden Arten eine Reihe aufstellen, an deren Anfang die Rhizoide stehen, in denen man nur einzelne Mitosen feststellen kann, und deren Endglieder von den Rhizoiden gebildet werden, die ganz von Mitosen und Sekundärkernen erfüllt sind. So ließen sich in einem *A. wettst.*-Rhizoid nur eine einzige Metaphase feststellen, und zwei bis drei Kerne, die vielleicht ebenfalls generativer Natur sind, vielleicht aber auch letzte Reste des zerfallenen Primärkernes darstellen. Mit völliger Sicherheit läßt sich das wegen der Ähnlichkeit der Gebilde nicht entscheiden. In einem *A. med.*-Rhizoid zeigten sich sieben Mitosen und zwei Sekundärkerne. Bei einem weiteren *A. med.*-Rhizoid war nur ein einzelnes Ästchen von Mitosen und Sekundärkernen in verschiedenem Ausbildungsgrade erfüllt. Offenbar war dies das Ästchen, in dem sich vorher der Primärkern befunden hatte. Daran schließen sich dann eine ganze Reihe von Präparaten an, in denen die Zahl der Sekundärkerne immer mehr zunimmt, bis schließlich Tausende von ihnen vorhanden sind. Aus der Zahl der später gebildeten Cysten (vgl. Kap. 2) läßt sich entnehmen, daß bei gut ent-

wickelten *A. med.*-Pflanzen bis 15000 Sekundärkerne entstehen, bei *A. wettst.* bis 2000.

Sowohl die Wachstumserscheinungen, wie die Vorgänge beim Zerfall haben gezeigt, daß der Primärkern keinerlei Mehrwertigkeit besitzt, jedenfalls in bezug auf die chromosomale Substanz. Dies und die vorliegende Seriierung der Präparate führt zu dem Schluß, daß die Sekundärkernbildung offenbar von einem einzigen generativen Kern ausgeht, der beim Zerfall des Primärkernes übrigbleibt.

Die Anfangsstadien der Sekundärkernbildung weisen cytologisch eine Reihe von Besonderheiten auf (Abb. 10 a u. b). Die sich teilenden Kerne liegen oft in einer scharf begrenzten Hülle, die sich ver-

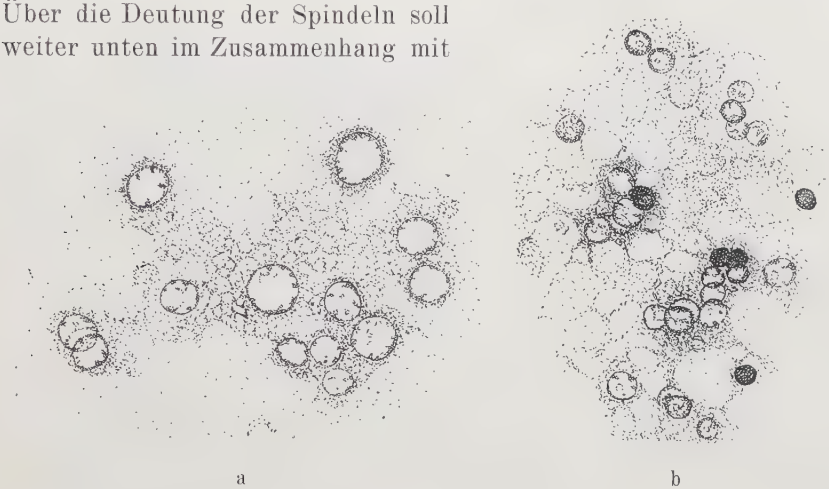


a b c

Abb. 10. a *A. med.* Sekundärkernteilungen im Rhizoid, San Fel. Chromal. K. Vergr. ca. 2230×. b *A. wettst.* Sekundärkernteilungen im Rhizoid, DAMMANN, Anthr. bl. Vergr. 1240×. c *A. med.* Sekundärkernmitose im Rhizoid, San Fel. Chromal. K. Vergr. ca. 2480×.

mutlich noch von der Primärkerngrundsubstanz herleitet. Die rasch aufeinanderfolgenden Teilungen laufen dann in dieser Hülle ab, so daß ganze Trauben von Sekundärkernen entstehen (Abb. 12 a, 11 a). In späteren Entwicklungsstadien kann man dann solche „Trauben" im Stiel aufwärtswandernd wiederfinden. Oft ist die Hüllschicht auch nicht so klar ausgeprägt. Vorhanden ist sie aber offenbar immer. In der Umgebung der ersten Sekundärkernteilungen finden sich regelmäßig eine Anzahl von Strukturen, deren Deutung Schwierig-

keiten bereitet (vgl. Abb. 10 b). Sowohl bei *A. med.* wie bei *A. wettst.* waren stets eine ganze Reihe von degenerierenden Sekundärkernen feststellbar. Teils waren sie stark aufgebläht, teils ausgesprochen pyknotisch. Dazwischen lagen kleine dunkle homogene Körperchen und größere, blasse, fein granulierte, vermutlich noch Spuren des Primärkernes. Ferner waren regelmäßig einige Spindeln vorhanden, denen jede Andeutung von Chromosomen fehlte, und weiter eine Anzahl heller, strukturloser „Blasen". Diese Gebilde könnten aus solchen chromosomenlosen Spindeln bei ihrer Auflösung entstehen. Über die Deutung der Spindeln soll weiter unten im Zusammenhang mit



a b

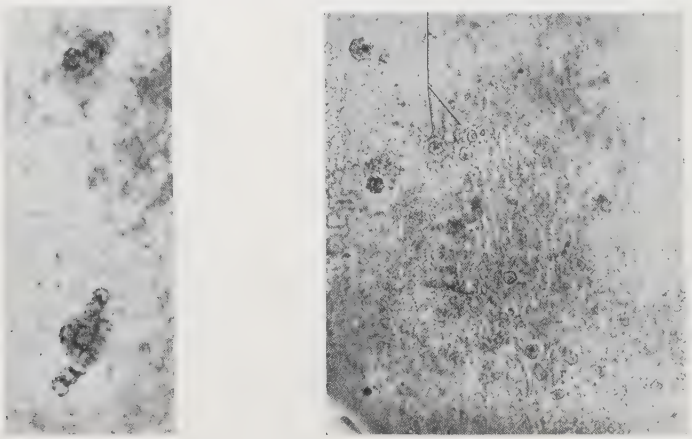
Abb. 11. a Eine Gruppe von *A. wettst.*-Sekundärkernen im Stiel, Dammann Anthr. bl. b *A. wettst.*-Sekundärkerne im Rhizoid, die Kerne sind anormal zahlreich und anormal klein, San Fel. Chromal. K. Vergr. ca. 2480×.

den Befunden Föyns an *Myxotheca* gesprochen werden. In den fortgeschritteneren Stadien der Sekundärkernbildung war von derartigen Unregelmäßigkeiten nichts mehr zu bemerken. Jedoch scheint der Vorgang an sich hin und wieder Störungen zu erleiden. So wurden bei *A. wettst.* zwei Rhizoide gefunden, die einen anormalen Eindruck machten. Das eine war gänzlich erfüllt von ungewöhnlich vielen und ungewöhnlich kleinen Kernen, die zum Teil pyknotisch waren (Abb. 11 b). Das andere enthielt ebenfalls sehr viele Kerne, aber eigenartigerweise nicht typische Sekundärkerne, sondern solche, wie man sie normalerweise in ruhenden Cysten findet (Abb. 12 b).

Abgesehen von diesen wenigen Anomalien entsprechen die Sekundärkerne, die auf die beschriebene Weise bei den beiden Arten entstehen, genau denen, die Hämmerling (1931) bei *A. med.* gefunden

hat. Es ist also zweifellos, daß die Kernteilungen im Rhizoid derjenige Vorgang sind, bei dem die Sekundärkerne gebildet werden.

Rein morphologisch betrachtet sind sie winzige, sehr zarte Gebilde. Sie erscheinen im Präparat als kleine strukturlose Bläschen ohne Nucleolus. Das „Chromatin" liegt meist peripher an der sehr feinen Kernmembran. Besonders ausgeprägt ist das an den fertigen Sekundärkernen, wie man sie im Stiel findet (vgl. Abb. 11 a u. 12 a). Sie sind recht empfindlich gegen Schrumpfung. Da in ihrem Inneren nichts von einer irgendwie strukturierten Kerngrundsubstanz wahr-



a b

Abb. 12. a *A. med.*-Sekundärkerne im Stiel, Naw. Anthr. bl. Vergr. 820×. (Nach einem Präp. v. Herrn Dr. HÄMMERLING.) b Anomales *A. wettst.*-Rhizoid mit Kernen, wie man sie normalerweise in den Cysten findet, San Fel. Chromalaunkarm. Vergr. ca. 415×.

nehmbar ist, dieser Teil des Kernes also ungefärbt bleibt, so sind sie nicht leicht darzustellen. Man muß, da es sich um Totalpräparate handelt, möglichst selektiv färben. Gerät die Färbung zu blaß, so entgehen sie leicht der Beobachtung.

Genaue Chromosomenzählungen ließen sich nicht durchführen. Doch steht fest, daß sich die Zahlen bei beiden Arten um 20 herum bewegen (vgl. Abb. 10 c). Dies gestattet im Hinblick auf die späteren Chromosomenzählungen in den Cysten (s. Abschn. 3) die Aussage, daß sie diploid sind.

Es ist von Interesse, den Primärkernzerfall und die Sekundärkernbildung von *Acetabularia* zu vergleichen mit den neuerdings von FÖYN (1936) bei *Myxotheca arenilega* gefundenen Erscheinungen. Die

Vorgänge an dem großen Kern dieser Foraminifere weisen eine weitgehende Ähnlichkeit mit denen bei *Acetabularia* auf. Der Kern von *Myxotheca* besitzt ein relativ starkes Wachstum. Er wird 39—75 μ groß. Auch er besitzt eine gewaltig vermehrte Nucleolarsubstanz. Sie ist in viele kleine Tropfen aufgelöst, die in einer dicken Rindenschicht verteilt liegen. Kurze Zeit bevor die ganze Zelle sich zu Schwärmern umwandelt, zerfällt dieser Kern. Föyn konnte zeigen, daß er ebenfalls ein hauptsächlich trophisches Gebilde darstellt. Er fand Bilder, die in überraschender Weise denen vom Primärkernzerfall bei *Acetabularia* gleichen. Auch hier treten in der Umgebung des großen Kernes tropfige Zerfallsprodukte auf, die aus Teilen von Kerngrundsubstanz und Nucleolus bestehen und allmählich degenerieren. Währenddessen beginnt von einer Stelle aus die Vermehrung des generativen Materials. Dabei ließ sich, ähnlich wie bei *Acetabularia*, eine Reihe aufstellen von zunächst vielen Zerfallsprodukten und wenig Mitosen zu immer weniger Zerfallsprodukten und mehr Mitosen, bis der ganze Zellraum von winzig kleinen Zellkernen erfüllt war. Auffällig ist, daß Föyn ebenfalls gerade am Beginn der generativen Kernteilungen Spindeln fand, die ohne Chromosomen waren. Föyn deutet sie als normale Mitosen, deren Chromosomen eine Degeneration erlitten haben. Doch gibt er selbst an, daß in einem der großen Kerne, der sich in Zerfall befand, sieben überzählige Teilungszentren beobachtet wurden. Überdies erschienen die betreffenden Spindeln von *Acetabularia* so gänzlich frei von jeder anderen Struktur, daß sie sich leicht von degenerierenden Mitosen, die ja auch vorhanden waren, unterscheiden ließen. Es ist demnach auch möglich, daß diese Spindeln sich von überzähligen Teilungszentren des Primärkernes ableiten.

Die besonders wichtige erste Teilung des generativen Materials konnte Föyn hier genauer ermitteln, als das bei *Acetabularia* möglich war. Er fand, daß sie noch innerhalb des großen Kernes stattfindet, und zwar an seinem Rande, kurz vor dem Zerfall. Von ihr aus beginnt dann die Vermehrung der kleinen Kerne. Über deren Natur und den Ort der Reduktionsteilung konnte Föyn nichts Genaueres ermitteln. Er vergleicht seine Befunde an *Myxotheca* mit den zwei Typen, die Milojević (1925) für den Zerfall der großen Gamontenkerne bei den Gregarinen aufgestellt hat. Bei dem einen Typus tritt das generative Material zu Beginn des Kernzerfalls in Form einer kleinen Mitose auf. Der andere Typus ist dadurch charakterisiert, daß sich vor dem Zerfall innerhalb des großen Kernes das generative Material in Gestalt eines besonders abgegrenzten Klein-

kernes herausdifferenziert. Während der übrige Teil des vegetativen Kernes allmählich degeneriert, beginnt vom Kleinkern aus die Vermehrung des generativen Materials. *Myrotheca* würde demnach dem zuerst genannten Typus angehören, während *Acetabularia* aller Wahrscheinlichkeit nach dem zweiten Typus zugerechnet werden muß, nur an dem „Kleinkern" — bisher jedenfalls — nicht darstellbar war.

Aus der Zusammenfassung der bisherigen Feststellungen ergibt sich folgendes Bild: Der Primärkern von *Acetabularia* entsteht durch einfaches Wachstum aus dem Zygotenkern. Dieses Wachstum erstreckt sich über eine außergewöhnlich lange Zeit (bei *A. med.* in der Natur mehrere Jahre). Die Kerne erreichen dabei Größen von $^1/_{10}$—$^1/_7$ mm. Es werden vor allem die Kerngrundsubstanz und die Nucleolarsubstanz vermehrt. Anzeichen für eine Zunahme der chromosomalen Substanz konnten nicht gefunden werden. Der Kern entspricht demnach in seiner Wertigkeit höchstwahrscheinlich einem einfachen diploiden Kern. Ist die Acetabulariazelle am Ende ihres vegetativen Wachstums angelangt (Stadium maximaler Hut), so beginnt ein relativ langsamer Zerfall des Primärkernes. Er löst sich in viele tropfige Zerfallsprodukte auf, die allmählich degenerieren. In welcher Form das generative Material den Kern verläßt, konnte nicht sicher ermittelt werden. Jedoch spricht die Seriierung der Präparate dafür, daß die Sekundärkernteilungen von einem generativen Kleinkern aus beginnen. Die Sekundärkernbildung setzt normalerweise erst dann ein, wenn der Primärkernzerfall beendet ist. Die Sekundärkernmitosen laufen rasch hintereinander ab, bis das Rhizoid von Tausenden von ihnen erfüllt ist. Aus dem Vergleich mit den in den Cysten festgestellten Chromosomenzahlen ergibt sich, daß die Sekundärkerne diploid sind.

d) Anhang.

Wie beschrieben, weisen Pflanzen mit maximalem Hut, bei denen in Kürze Cystenbildung zu erwarten war, cytologisch oft bereits Zerfallserscheinungen am Primärkern auf. Bei *A. med.* waren es 42,4 Proz., bei *A. wettst.* 76,5 Proz. Es wäre daher zu prüfen, ob die von Hämmerling (1932) festgestellte Verschlechterung der Formbildung maximaler regenerierender *Wettsteinii*-Teilstücke damit zusammenhängt.

Auch bei *A. med.* läßt sich nach den vorliegenden wenigen Versuchen Hämmerlings noch kein Bild über die Beziehungen des Regenerationsvermögens zum jeweiligen Stadium des Primärkernzerfalls gewinnen. Es mögen an dieser Stelle vier mir zur cytologischen

Untersuchung übergebene Teilstücke beschrieben werden (Prot.-Nr. 139/1—4). Auf dem Stadium „milchiggrüner Stiel" war ihnen der Hut amputiert worden. Einen Monat später wurden sie fixiert. Bei dem ersten Teilstück fanden sich im Rhizoid und auch im Stiel typische Sekundärkerne, nicht dagegen im abgeschnittenen Hut. In Abweichung vom Normalfall waren aber in einem der Rhizoidästchen noch große Teile des Primärkernes vorhanden, zusammen mit kleineren Zerfallsprodukten, die auch im Stiel zu beobachten waren. Die Sekundärkerne machten teilweise einen degenerierenden Eindruck. Mitosen fanden sich nicht. Das Teilstück hatte nicht regeneriert. Auch sonst ist von Hämmerling bei Teilstücken mit Sekundärkernen bisher niemals Formbildung festgestellt worden. Bei dem zweiten Teilstück wurden im Rhizoid und im Stiel nur Reste des Primärkernes festgestellt, während im dritten der Primärkernzerfall eben erst begann. Sekundärkerne fehlten bei beiden. Im Vergleich zu den normalen Kernzerfall- und Sekundärkernbildungszeiten (vgl. Tab. 2, Abschn. 2, S. 208) wäre zu erwarten gewesen, daß in all diesen Fällen diese Kernvorgänge bereits abgelaufen sein sollten. Es ist zu vermuten, daß die Verzögerung bzw. Sistierung im normalen Ablauf mit dem durch die Amputation gegebenen Anreiz zur Regeneration zusammenhängt. Von besonderem Interesse ist, daß die beiden letzten Teilstücke atypisch regeneriert hatten. Durch Fortsetzung solcher Versuche wird sich hoffentlich ermitteln lassen, ob Pflanzen mit einem bereits in Zerfall begriffenen Primärkern noch normal zu regenerieren vermögen. Ob das atypische Regenerieren durch den Zustand des Primärkernes bedingt war, ist zunächst fraglich, da Regenerate der gleichen Art manchmal auch an jungen Pflanzen vorkommen.

Bei dem vierten Teilstück schließlich war der Primärkern noch intakt. Er wies nur eine leichte Zerklüftung auf. Zerfallsprodukte wurden nicht beobachtet. Das Teilstück hatte als einziges normal regeneriert. Erst nach einer zweiten Amputation regenerierte es atypisch.

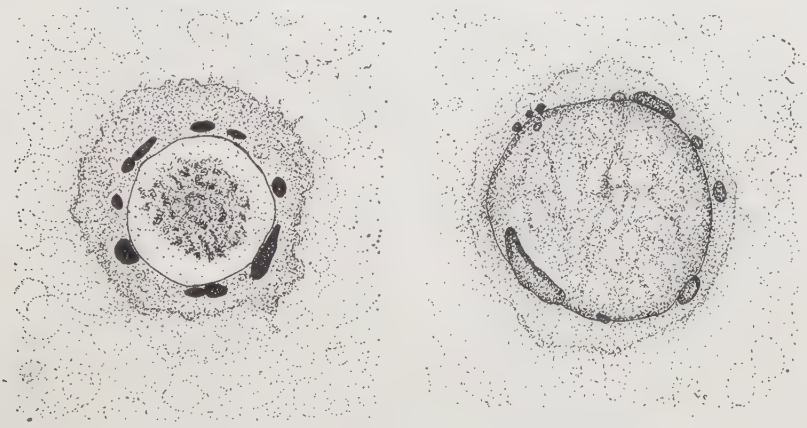
2. Die Bildung der Cysten.

Schon oben war gesagt worden (Abschn. 1c), daß bei vollständiger Aufhellung des Rhizoides und des Stieles sich die Pflanzen ausnahmslos in oder sehr kurz vor der Cystenbildung befinden (vgl. Taf. 12 Fig. 19). Es war ebenfalls erwähnt worden, daß kurz vor dieser vollständigen Aufhellung ein Stadium existiert, in dem das Stielplasma flockig erscheint und eine deutliche Aufwärtsbewegung

zeigt. Am Hut ist von all diesen Veränderungen nichts zu bemerken. Bei der cytologischen Untersuchung derartiger Pflanzen stellte sich nun oft heraus (z. B. in drei von sechs Fällen, s. S. 197), daß sie sich in späten Stadien bzw. am Ende der Sekundärkernbildung befanden. Sie enthielten in allen ihren Teilen Sekundärkerne, nicht nur im Rhizoid, sondern auch im Stiel und im Hut. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die Sekundärkerne, die man bei derartigen Pflanzen in den Hutkammern findet, durch die Strömung und Aufwärtsbewegung des Plasmas aus dem Rhizoid durch den Stiel dorthin gelangt sind. Die vollständige Aufhellung bedeutet demnach, daß bis auf wenige Reste, zusammen mit dem plasmatischen Inhalt, auch die Sekundärkerne aus dem Rhizoid und Stiel in den Hut hinauftransportiert werden. Es sei hier auch erinnert an den von Hämmerling (1931) beschriebenen Fall, wo sich nur im Rhizoid und im unteren Teil des Stieles Sekundärkerne befanden, im Hut aber noch nicht. Auch wenn bereits die ersten Sekundärkerne im Hut angelangt sind, können im Rhizoid noch Mitosen ablaufen. Im Stiel oder im Hut wurden bei dem vorliegenden Material keine Kernteilungen beobachtet. Die Sekundärkerne im Stiel lagen häufig in Gruppen vereinigt (Abb. 11 a u. 12 a). Einzelne Präparate ließen erkennen, daß sie im Hut stark anzuschwellen beginnen, ebenso ihre Hülle. Den Höhepunkt ihrer Ausbildung erhält diese Kernphase im „weißen Fleck"-Stadium (hierzu Taf. 11 u. 12 und Abb. 13 a, b). Wie schon in Abschn. B erwähnt, hatte bereits Woronin diese weißen Flecke gesehen. Sie sind eine der auffälligsten Veränderungen, die sich jetzt am Hut während der Cystenbildung abspielen. Er hielt sie jedoch nicht für Kerne, sondern für kleine Höhlungen oder Öffnungen in den Cysten. An Hand von Karmin-Essigsäure-Präparaten läßt sich aber einwandfrei zeigen, was sie in Wirklichkeit sind (vgl. Taf. 12 Fig. 22 u. Abb. 13 a, b). Es wurden dazu lebende Hüte, an denen der weiße Fleck gut zu beobachten war, unter dem Mikroskop fixiert und gefärbt. Dabei stellte sich heraus, daß de Bary (s. Abschn. B) mit seiner Vermutung das Richtige getroffen hatte. Das Zentrum des weißen Flecks wird von einem mächtig angeschwollenen (Sekundär-)Kern eingenommen. In seinem Inneren lassen sich zum Teil Chromonemata in Form von Reliktspiralen nachweisen. Einen Nucleolus besitzt auch dieser Kern nicht. Er ist eingebettet in eine stark entwickelte homogene Hüllschicht, deren Grenzen gegenüber dem Plasma oft etwas verwischt sind. In dieser Hüllschicht befinden sich regelmäßig, meist der Kernmembran dicht anliegend, eine Anzahl ziemlich großer Granula. Sie machen den Eindruck,

als bestünden sie aus einer Flüssigkeit. Sie färben sich bei den Kernfärbungen stark mit, ganz besonders bei Karmin-Essigsäure. Bei *A. wettst.* sind sie etwas ausgeprägter als bei *A. med.* (Abb. 13 a, b). Welche Bedeutung ihnen zukommt, läßt sich nicht sagen. Sie sind jedenfalls ganz charakteristisch, speziell für dieses Kernstadium. Wesentliche Unterschiede zwischen *A. med.* und *A. wettst.* bestehen nicht, nur daß das Gebilde bei *A. med.* etwas größer ist.

Zur genaueren Erfassung der komplizierten Prozesse, die sich an dem lebenden Hut im Verlauf der Cystenbildung abspielen, wurden



a b

Abb. 13. a *A. wettst.* Ein einzelner „weißer Fleck". Karmin-Essigsäure. b *A. med.* Ein einzelner „weißer Fleck". Karmin-Essigsäure. Vergr. ca. 2480×.

photographische Serienaufnahmen einzelner Hutkammern bei mittlerer Vergrößerung angefertigt. Wegen ihrer geringeren Hutgröße eignete sich *A. wettst.* dafür besonders gut (Taf. 11 u. 12). Die zu den Aufnahmen gehörigen Daten sind folgende:

Taf. 11 Fig. 1—9, *A. wettst.* — Am 19. Januar Rhizoid und Stiel hell. In einigen Kammern „weißer Fleck", die anderen Kammern leicht flockig. Ca. 12 Stunden später in fast allen Kammern regelmäßige weiße Flecke. Zwei Kammern waren jedoch in ihrer Entwicklung zurückgeblieben. Eine davon wurde nun ständig kontrolliert und in bestimmten Abständen photographiert.

Taf. 11 Fig. 1: 20. Januar, 15 Uhr 45 Min. — Der Kammerinhalt erscheint flockig, vereinzelt unregelmäßige weiße Flecke. (Normale Kammern haben ein homogenes Aussehen.)

Taf. 11 Fig. 2: Nach 2 Stunden. — Die weißen Flecke sind wieder verschwunden, der Kammerinhalt ist offenbar in Strömung geraten.

Taf. 11 Fig. 3: Nach ca. 5 Stunden. — Der Kammerinhalt ist völlig inhomogen, stark schlierig. Dies stellt den Höhepunkt des Stadiums der „Durchmischung" dar. Es ist offenbar dasselbe Stadium, welches auch SCHUSSNIG (1930 a) bei *A. wettst.* kurz vor der Cystenbildung beobachtete. Ganz ähnliche Vorgänge sind offenbar auch charakteristisch für die Gametenbildung mancher Siphoneen.

Taf. 11 Fig. 4: Nach ca. 18 Stunden. — Der Kammerinhalt ist wieder gleichmäßig verteilt. Regelmäßig angeordnete große weiße Flecke sind aufgetreten. Typisches Stadium „Weißer Fleck".

Taf. 11 Fig. 5: Nach ca. 24 Stunden. — Um jeden der weißen Flecke (= Kerne) hat sich Chlorophyll und Plasma scheibenförmig angesammelt. Zwischen den Scheibchen verlaufen helle strukturlose Streifen. Stadium der „Felderung".

Taf. 11 Fig. 6: Nach ca. 26 Stunden. — Es findet eine ausgeprägte Zerlegung des Kammerinhaltes statt. Kugelkappenförmig senkt sich eine scharfe Ringfurche von jedem weißen Fleck aus als Pol nach innen.

Taf. 11 Fig. 7: Nach ca. 27 Stunden. — Die Einschnürung ist weiter fortgeschritten, so daß bereits die einzelnen Cysten klar hervortreten. Sie hängen jedoch an ihrer Basis noch alle zusammen. Der weiße Fleck (= Kern) am Pol ist noch deutlich erkennbar. Stadium der „Traube".

Taf. 11 Fig. 8: Nach ca. $29^1/_2$ Stunden. — Die Cysten sind fertig abgegrenzt. Sie haben sich voneinander gelöst und haften nun als Kugeln an der Wand der Hutkammer. Der weiße Fleck ist immer noch sichtbar.

Taf. 11 Fig. 9: Gesamtansicht des Hutes mit den neugebildeten Cysten.

Die Vorgänge im *A. med.*-Hut sind die gleichen, was die Ausbildung und die Folge der einzelnen Stadien anlangt (hierzu Taf. 11 Fig. 10—16). An morphologischen Unterschieden ist zu bemerken, daß etwa im Stadium der Felderung der Kammerinhalt sich deutlich kontrahiert, so daß ein Zwischenraum zwischen Plasmaschlauch und Kammerwand entsteht (Taf. 11 Fig. 12). Bei *A. wettst.* war davon nichts zu bemerken. Außerdem runden sich die *A. med.*-Cysten nach ihrer Entstehung nicht ab, sondern werden oval.

Es lassen sich demnach bei der Cystenbildung folgende Stadien unterscheiden: Der vorher homogene Inhalt der Hutkammer wird flockig. Dabei können vereinzelt unregelmäßig verteilte weiße Flecke

auftauchen. Diese Flecke verschwinden wieder, und es beginnt eine Strömung des Kammerinhaltes. Die Strömung nimmt anscheinend schnell zu. Die Konsistenz des Plasmas macht dabei einen veränderten Eindruck. Es scheint schleimig zu sein. Der Kammerinhalt ist sehr unregelmäßig in Schlieren verteilt. Dann breitet er sich wieder in gleichmäßiger Schicht aus und die weißen Flecke tauchen nun in regelmäßiger Anordnung auf. Um die weißen Flecke herum sammelt sich allmählich Chlorophyll und Plasma scheibenförmig an. Die Grenzen zwischen den einzelnen Scheibchen (Feldern) prägen sich immer deutlicher aus, so daß zwischen ihnen vom Chloro-

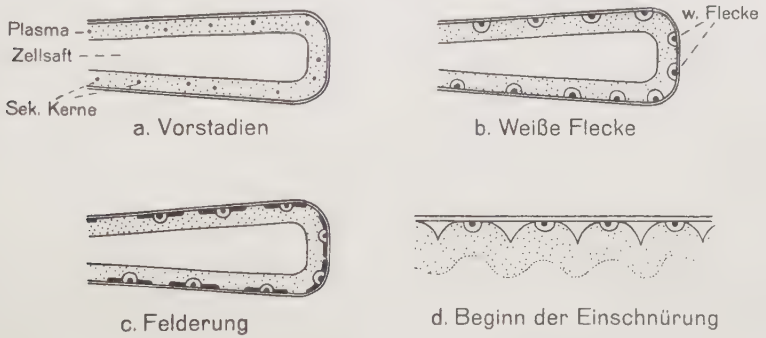


Abb. 14.
Schema der Cystenbildung, dargestellt an Längsschnitten durch die Hutkammer.

phyll und vielleicht auch vom Plasma entblößte helle Streifen verlaufen. Der Rand der Scheibchen beginnt sich dann immer mehr einzusenken, so daß eine Art Kugelkappe entsteht, an deren oberem Pol sich der weiße Fleck (Kern) befindet. Die Ringfurche senkt sich ständig weiter ein, bis schließlich die Cyste abgeschnürt ist. Dieser Vorgang schreitet von außen nach innen fort, so daß jede der entstehenden Cysten einen Teil des Vakuolenraumes der Hutkammer mit bekommt (hierzu das Schema der Cystenbildung, Abb. 14).

In dem beschriebenen Fall hat die Cystenbildung ca. 29 Stunden gedauert. Das ist etwa der Normalfall. Im einzelnen ist die Dauer der äußerlich erkennbaren Stadien sehr verschieden, besonders bei *A. med.* Aufschluß darüber gibt die umstehende Tabelle (Material von Herrn Dr. Hämmerling und mir).

Tabelle 2. Zeiten für die Cystenentstehung bei *A. med.* und *A. wettst.*

Tage	*A. med.*										*A. wettst.*	
	Pfl. 1	2	3	4*	5	6	7	8	9	10	Pfl. 1	2
0	Stiel milchig	desgl.	desgl.								Stiel grün	
1	Stiel hell	desgl.	desgl.	desgl.	desgl.	desgl.	desgl.	desgl.	desgl.	desgl.	hell	hell
2	Stiel hell			w. Fleck							w. Fleck	w. Fleck
3	w. Fleck	desgl.			w. Fleck	desgl.	desgl.				Cysten	
4	w. Fleck				Cysten			w. Fleck	desgl.		Cysten	Cysten
5	Cysten		w. Fleck			Cysten	Cysten	Cysten				Cysten
6		Cysten		Cysten					Cysten			
7												
8			Cysten							w. Fleck		
10. Tag										Cysten		

* Bei den *A. med.*-Pfl. Nr. 4—10 besteht für die Einordnung ein Spielraum von ca. 2 Tagen, da der Zeitpunkt des Stadiums „Stiel milchig" nicht genau beobachtet wurde. Doch würden auch im ungünstigsten Fall die Zeiten dadurch nicht über den Rahmen hinaus verlängert.

Im allgemeinen geht daraus hervor, daß zwischen „Stiel milchiggrün bzw. hell" und dem Auftreten des weißen Flecks etwa 2 Tage vergehen und ebenso zwischen dem Stadium „weißer Fleck" und der Cystenabgrenzung. Doch sind die Schwankungen bei verschiedenen Objekten ganz beträchtlich.

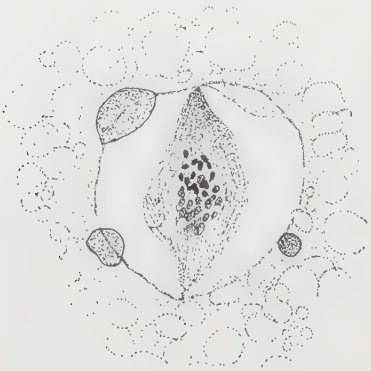
Sobald die Cysten fertig abgegrenzt sind, beginnt relativ schnell ihre Zellwand zu erstarken. Der weiße Fleck (Kern) verschwindet nach kurzer Zeit. Reife Cysten besitzen eine sehr dicke und widerstandsfähige Wand (vgl. Taf. 12 Fig. 20, 21).

3. Die Reifung der Cysten.

Aus ihrer Entstehungsgeschichte geht mit Sicherheit hervor, daß die Cysten beider *Acetabularia*-Arten einkernig angelegt werden. Der weiße Fleck, der als ein Kern mit Plasmahülle erkannt wurde, läßt sich im Leben bis zur fertig abgegrenzten Cyste verfolgen. Präparate ganz junger Cysten zeigen das ebenfalls (Taf. 12 Fig. 18). Die Ansicht Schussnigs, daß die *A. wettst.*-Cysten von Anfang an mehrkernig seien, trifft also nicht zu.

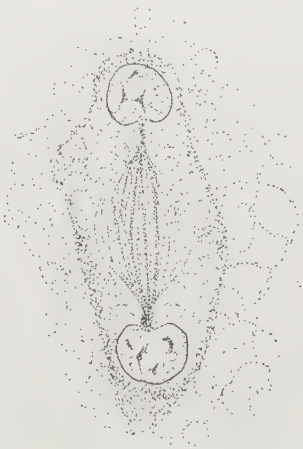
Daß die Cysten von *A. med.* zunächst einkernig sind und später mehrkernig werden, stand bereits fest (Hämmerling, 1931) (vgl. auch Taf. 12 Fig. 17). Um zu ermitteln, wie die Verhältnisse in dieser Beziehung bei *A. wettst.* liegen, wurden dieselben Cysten, deren Entstehung photographisch verfolgt worden war, 24 Stunden später in toto fixiert und gefärbt. Da die Cysten in den Kammern des betreffenden Hutes nicht gleichzeitig entstanden waren, so befanden sich unter ihnen alle Übergänge von ca. 1 bis 3 Tagen Alter. Das Ergebnis dieser Untersuchung ist in den Abb. 15 a—c, 16 a, b, 17 u. Taf. 12 Fig. 18 wiedergegeben. Es zeigte sich, daß die meisten Cysten bereits vielkernig waren, fast überall fanden sich zahlreiche Mitosen. Nur die jüngsten, ca. 24 Stunden alten Cysten, die an ihrer zarten Zellwand sofort erkennbar waren, befanden sich noch im Stadium der ersten Kernteilung. Die Hüllschicht um den Kern war immer noch vorhanden, wenn auch meist nicht mehr so ausgeprägt. Selbst die für das Stadium „weißer Fleck" so charakteristischen Granula darin waren zum Teil noch nachweisbar (Abb. 13 a). Die Mitose verläuft völlig intranucleär, ebenso wie alle übrigen Mitosen bei *Acetabularia*. Die Kernmembran bleibt bis in die späte Anaphase hinein erhalten (Abb. 13 b). Die Spindel ist sehr kräftig ausgebildet und von dichter Struktur. Die Chromosomen haben, besonders bei *A. med.*, die Gestalt langer, ziemlich dünner Fäden (Abb. 14 a). Ihre Zahl war nicht eindeutig zu er-

mitteln, doch liegt sie, wie bei den Sekundärkernteilungen, für beide Arten um 20. Sie sind also ebenfalls als diploid zu betrachten. Es ließen sich auch keinerlei Anzeichen dafür finden, daß diese ersten Teilungen meiotischer Natur wären. Durch die späteren Untersuchungen an reifen Cysten wurde dieses Ergebnis bestätigt. Die Kernteilungen laufen zunächst ziemlich rasch hintereinander ab, bis nach einigen Tagen (ca. 3—6) ein Stillstand eintritt. Die *A. wettst.*-Cysten haben dann etwa das Aussehen, wie es Abb. 15 zeigt. Für *A. med.* gilt mit geringen Änderungen das gleiche.



a

b



c

Abb. 15. a *A. wettst.* Erste Kernteilung in der Cyste, Metaphase. Die Chromosomen erscheinen hier kurz und dick. Wahrscheinlich liegt das an der Fixierung. Sie haben normalerweise die Form wie sie Abb. 16a wiedergibt. DAMMANN, Anthr. bl. b *A. wettst.* Erste Kernteilung in der Cyste. Anaphase. DAMMANN, Anthr. bl. c *A. wettst.* Erste Kernteilung in der Cyste. Telophase. DAMMANN, Anthr. bl. Vergr. ca. 2480×.

Ringsum in der wandständigen Plasmaschicht sind eine Anzahl von Kernen verteilt, die ein für dieses Stadium sehr charakteristisches Aussehen haben (Abb. 16b). Sie besitzen einen relativ großen Nucleolus, der exzentrisch bis polar angeordnet ist. Er schrumpft bei der Fixierung sehr leicht ein. Am Rand des Schrumpfungshofes sind oft kreisförmig angeordnete heterochromatische Elemente erkennbar. Auf Abb. 14b

sind zum Vergleich ein *A. med.*- und ein *A. wettst.*-Cystenruhekern gegenübergestellt. Wesentliche Unterschiede morphologischer Art bestehen nicht. Es sind jedoch Unterschiede mehr physiologischer Art vorhanden. Die *A. wettst.*-Cysten verharren in diesem Ruhe-

a

b m w

Abb. 16. a *A. med.* Erste Kernteilung in der Cyste. Pro-Metaphase. Naw. Anthr. bl. 10 μ. (Nach einem Präparat von Herrn Dr. Hämmerling.) b Cystenruhekerne von *A. med.* und *A. wettst.* m = *A. med.* Naw. Azokarmin, w = *A. wettst.* Dammann, Anthr. bl. Vergr. ca. 2480 ×.

Abb. 17. *A. wettst.* Ruhende Cyste. Etwa 3 Tage alt. Dammann, Anthr. bl. Vergr. ca. 1020 ×.

zustand nur kurze Zeit, ca. 1—2 Wochen. Die *A. med.*-Cysten dagegen verharren darin in der Natur 5—7 Monate, ja Strassburger (1877) sah noch nach 2 Jahren *A. med.*-Cysten zum Schwärmen kommen.

Zur genaueren Kontrolle der Vorgänge bis zum Schwärmen wurden *A. wettst.*-Cysten, deren Entstehungszeit bekannt war, jeden

Tag in Karmin-Essigsäure präpariert. Chromosomenzählungen waren nach dieser einfachen Methode nicht möglich. Die Chromosomen sind an sich sehr klein und außerdem im Verhältnis zu dem kleinen Kernraum doch recht lang. Das erschwerte die Zählungen sehr. Erst später, an mit Eisenhämatoxylin und Feulgen gefärbten Schnitten, gelangen einige. Immerhin war es nach der Karmin-Essigsäure-Methode doch möglich, festzustellen, ob die ablaufenden Mitosen diploid oder haploid waren. Die Ergebnisse sind folgende:

A. wettst.-Cysten:

1. Tag: Cysten einkernig.
2. Tag: Cysten mehrkernig, Mitosen diploid.
3. Tag: „ „ „ „
4. Tag: „ „ „ „
5. Tag: „ „ sehr wenig Mitosen, diploid.
6. Tag: Cysten vielkernig, „ „ „ „
7. Tag: „ „ keine Mitosen, Cystenruhekerne.

8.—14. Tag: unverändert.

15. Tag: Einige Teilungen, Kerne lockerer.
16. Tag: Sehr viele Teilungen, wahrscheinlich Reduktionsteilungen. Cysten haben bräunliche Farbe, keine Ruhekerne mehr.
17. Tag: Wahrscheinlich alles Reduktionsteilungen.
18. Tag: Fertige Gameten.

Der Verlauf dieser Untersuchung zeigt, daß die Cysten zunächst durch diploide Teilungen vielkernig werden. Danach tritt ein kurzes Ruhestadium ein, im vorliegenden Fall vom 7. bis zum 14. Tag. Dann werden die Kerne wieder lockerer im Aussehen, und es beginnen von neuem Teilungen, die rasch an Zahl zunehmen und wahrscheinlich Reifeteilungen sind. Am 18. Tag sind dann die Gameten fertig abgegrenzt und können entlassen werden. Die Reduktionsteilungen waren anfangs in den Karmin-Essigsäure-Präparaten nicht sicher zu erkennen. Selbst die Diakinesestadien entgingen zunächst der Beobachtung. Sie sind sehr klein und ergeben keine klaren Bilder. Erst später konnte durch die Beobachtung an Schnitten die Bestätigung dafür erbracht werden, daß es sich hier um die Reifeteilungen handelte (vgl. Abb. 18c u. 19b).

Die *A. wettst.*-Cysten schwärmten im Gegensatz zu denen von *A. med.* meist von selbst, ohne äußeren Anstoß. Die Entlassung der Gameten erfolgte allgemein viel sicherer und regelmäßiger. In einer Reihe von Versuchen wurden die Zeiten von der Abgrenzung der Cysten bis zum Schwärmen der Gameten kontrolliert:

1. Cysten schwärmen nach 13 Tagen.
2. „ „ „ 14 „
3. „ „ „ 15 „
4. „ „ „ 16 „
5. „ „ „ 16 „
6. „ „ „ 22 „

Man kann danach sagen, daß die Entwicklung der *A. wettst.*-Cysten nach 2—3 Wochen beendet ist. Ganz anders verhält sich in dieser Beziehung *A. med.* Deren Cysten ruhen in der Natur vom Herbst bis zum Frühjahr. Erst dann entlassen sie ihre Gameten. In der Kultur verharren sie etwa 2—3 Monate im Ruhezustand und bedürfen dann noch meist eines äußeren Anstoßes, um zum Schwärmen gebracht zu werden. Am besten bewährte sich dabei nach dem Vorgange von Hämmerling mehrmals hintereinander wiederholtes Waschen in Leitungswasser oder destilliertem Wasser und danach Übertragen in Schreiberlösung ohne Erdzusatz. 2—4 Tage nach dieser Behandlung schwärmte dann ein, je nach Versuch verschieden hoher, Prozentsatz der Cysten. Die cytologische Untersuchung ergab, daß die Cysten, die sich zunächst im Ruhezustand befinden (vgl. Abb. 17 u. Taf. 12 Fig. 17), etwa 1 Tag nach der Behandlung aufgelockerte Kerne besitzen und vereinzelt Teilungen vor sich gehen (vgl. Taf. 12 Fig. 20). Am 2. Tag befinden sich fast alle Kerne in Teilung, und zwar sind dies die Reifeteilungen. In Schnitten ließen sich Diakinesestadien erkennen (Abb. 18c). Je weiter diese Vorgänge vorgeschritten sind, desto deutlicher grenzt sich um jeden der entstandenen Gametenkerne je eine Plasmaportion ab. Besonders nach Fixierung in Flemming tritt diese Erscheinung deutlich hervor. Taf. 12 Fig. 21 stellt einen Schnitt durch eine solche *A. med.*-Cyste mit fertig abgegrenzten Gameten im Feulgen-Präparat bei schwacher Vergrößerung dar. Die Vermehrung der Kernzahl ist augenfällig.

Der Vorgang des Schwärmens ist sehr reizvoll zu beobachten. Es bestätigten sich dabei die eingehenden Feststellungen, die bereits Strassburger (1877) darüber veröffentlicht hat. Cysten, die kurz vor der Entlassung der Gameten stehen, haben oft einen bräunlichen Farbton. Sie besitzen einen Deckel, der etwa wie bei einer Sprungdeckeluhr funktioniert. Plötzlich klappt er weit auf und das Cysteninnere quillt etwas hervor. Von irgendeiner Bewegung im Inneren der Masse ist noch nichts zu sehen, obwohl aus den cytologischen Untersuchungen feststeht, daß die Gameten bereits fertig abgegrenzt vorhanden sind. Dann reißt an irgendeiner Stelle des kuppelförmig über die Deckelöffnung hervorgequollenen Inhalts die zarte Membran,

die ihn umgibt. Im selben Augenblick schwirren die Gameten davon, wie eine Schar aufgestörter Insekten. STRASSBURGER glaubt, daß dieses erste Auseinanderschießen nicht auf eigener Aktivität beruht, sondern auf einer quellbaren Substanz. Er sah nämlich auch Gameten so auseinanderschießen, die gar keine eigene Beweglichkeit besaßen. Allmählich entleert sich die ganze Cyste bis auf wenige Reste. Vor allem die Vakuole bleibt oft als kugeliger Tropfen in ihrem Inneren zurück (hierzu die Taf. 12 Fig. 23—25).

Abb. 18. a *A. med.* Anaphase, Platte 1, 10 μ, Naw. FEULGEN. Vergr. ca. 2480 ×. Diploid 20 Chrom. Aus einer ca. 2 Tage alten Cyste. b Dieselbe Anaphase, Platte 2, 19—20 Chrom. c *A. med.* Diakinese, San Fel. FEULGEN, 6 μ. d *A. med.* Anaphase mit je 10 Chromosomen. San Fel. FEULGEN, 6 μ. e *A. med.* Anaphase mit je 10 Chromosomen. San Fel. FEULGEN, 6 μ. Abb. 17 c, d, e stammen aus demselben Präparat. Etwa 1 Tag vor dem Schwärmen.

Abb. 19. a *A. wettst.* Diploide Platte aus einer etwas zurückgebliebenen älteren Cyste. San Fel. FEULGEN, 6 μ. b *A. wettst.* Diakinese aus einer ca. 13 Tage alten Cyste. San Fel. Eisenhäm., 6 μ. c *A. wettst.* Metaphase (1., 2. Reifeteilung?) aus einer ca. 13 Tage alten Cyste. Haploid 12 Chrom. San Fel. E. H., 6 μ. d *A. wettst.* Prometaphase, Haploid 12 Chrom. Material aus einem Hut, in dem einzelne Cysten bereits zu Schwärmen begannen. Flg. Benda, FEULGEN, 6 μ. Vergr. Abb. 18 a—19 d ca. 2480 ×.

Die genauere Untersuchung der Vorgänge in den Cystenkernen bereitete viele Mühe. Die dicke Wand der Cysten erschwerte die Fixierung und das Schneiden. Für Zählungen eigneten sich nur frühe Anaphasen, da die Metaphasen infolge der Länge der Chromosomen zu unklare Bilder ergaben. In Abb. 18 a u. b sind die beiden Platten einer frühen Anaphase von *A. med.* aus einer ca. 2 Tage alten Cyste wiedergegeben. Die klarste von ihnen zeigt 20 Chromosomen (Abb. 18 a). Das ist demnach die diploide Zahl für *A. med.* Die Diakinese auf Abb. 18 c stammt aus einer Cyste, die etwa 12 Stunden vor dem vermutlichen Schwärmen fixiert wurde. Eine genaue Zählung der Gemini war nicht durchführbar. Etwas günstiger lagen die Verhältnisse wieder bei frühen Anaphasen. Die Abb. 18 d u. e

zeigen zwei derartiger Anaphasebilder aus demselben Präparat, aus dem auch die Zeichnung der Diakinese stammt. Es lassen sich je 10 Chromosomen in den beiden Anaphaseplatten unterscheiden. Ob es sich dabei um die erste oder zweite Reifeteilung handelt, ist nicht feststellbar. Doch läßt Abb. 18 d allein aus ihrer Größe schließen, daß es sich wohl um eine Anaphase der ersten Reifeteilung handelt.

Bei *A. wettst.* gelang es nicht, so klare diploide Platten aufzufinden, wie bei *A. med.* Abb. 19 a stellt eine diploide Platte aus einer schon ziemlich alten Cyste dar. Die Cyste war in demselben Material enthalten, aus dem auch die Abb. 19 b stammt. Abb. 19 b zeigt ein Diakinesestadium. Auch hier war es nicht möglich, die Gemini einwandfrei zu zählen. Das Präparat wurde am 13. Tag nach der Entstehung der Cysten angefertigt, zu einer Zeit, als bereits einzelne von ihnen begannen, die Gameten zu entlassen, Dagegen gelang es im selben Präparat, einige klare haploide Platten aufzufinden, die als haploide Chromosomenzahl von *A. wettst.* 12 ergaben (Abb. 19 c u. d).

Die meisten Reifeteilungen ließen sich in den Präparaten finden, die 12—18 Stunden vor dem zu erwartenden Schwärmen angefertigt worden waren. Das macht es sehr wahrscheinlich, daß die Reifeteilungen erst kurz vor der Gametenbildung ablaufen, und daß im Anschluß an sie direkt die Gameten abgegrenzt werden. Für die Existenz einer teilungsfähigen Haplophase bleibt danach kaum ein rechter Platz übrig. Die Chromosomenzählungen sichern die diploide Natur der Sekundärkernteilungen und ebenso die der ersten Kernteilungen in der Cyste bis kurz vor dem Schwärmen. Beide *Acetabularia*-Arten sind also sehr wahrscheinlich reine Diplonten. Die Ansicht Schussnigs (1929), wonach die Cysten von *A. wettst.* in ihrer Gesamtheit einen erheblichen Rest der Haplophase darstellen, kann mithin nicht mehr aufrechterhalten werden.

4. Zählungen.

In erster Linie hängt die Zahl der Cysten davon ab, wieviel Sekundärkerne in den Hut gelangen. Im Normalfall wird ja um je einen weißen Fleck, der aus einem Sekundärkern entsteht, je eine Cyste angelegt. Die Größe der Cysten hängt ab von der Zahl der weißen Flecke und der Größe des Hutes, d. h. von dessen lebendigem Inhalt. Da jeder einzelne dieser Faktoren in weiten Grenzen variabel ist, so ergibt sich ohne weiteres eine große Variabilität der betreffenden Maße und Zahlen.

Die Zählung der Cysten erfolgte so, daß jeweils 3—4 Kammern eines Hutes ausgezählt wurden, daraus der Durchschnitt für eine

Kammer berechnet und dann aus der Gesamtzahl der Kammern die Gesamtzahl der Cysten ermittelt wurde. Die Zahlen stellen also keine absoluten Werte dar. (Material teils von Herrn Dr. Hämmerling, teils von mir.)

Tabelle 3.

A. med. Normale Hüte. Durchm. 8—11 mm.

Zahl d. Kammern	Cystendurchschn. pro K.	Gesamtz. d. Cysten
64	246	15 744*)
74	100	7 400
76	120	9 120
76	130	9 880
82	184	15 088

*) Die Cysten dieses Hutes waren nur etwa $^1/_2$ so groß als normal. Sie würden also 7872 normal großen Cysten entsprechen. Es waren in diesem Fall offenbar besonders viel Sekundärkerne gebildet worden. Die Cysten des letzten Hutes (82 Kammern) hatten die normale Größe.

Besonders kleine Hüte.

Hutdurchm.	Zahl d. K.	Durchschn. pro K.	Gesamtz. d. Cysten
4 mm	total gezählt		4494
5 mm	59 (2 K. ohne C.)	38,75	2287
6 mm	61	109	6649

Die Beispiele zeigen, daß kleine Hüte weniger Cysten haben als große. Besonders in Fall 2 (Durchm. 5 mm) waren offenbar besonders wenig Sekundärkerne gebildet worden.

Tabelle 4.

A. wettst. Normale Hüte.

Hutdurchm.	Zahl d. K.	Durchschn. pro K.	Gesamtz. d. Cysten
4,2 mm	16	112	1792
3 mm	15	72	1080
3 mm	15	51	663

Gut entwickelte *A. med.*-Hüte können also ca. 15 000 Cysten enthalten und *A. wettst.* ca. 1800. Diese Zahlen geben gleichzeitig ein Maß für die Sekundärkernbildung der beiden Arten ab. Es wurde bereits in Abschnitt 1c darauf Bezug genommen.

Des weiteren wurden bei einigen *A. med.*- und *A. wettst.*-Cysten Gametenzählungen vorgenommen. Am besten bewährte sich dabei folgende Methode: Es wurden solche Cysten herausgesucht, die bereits fertige Gameten enthielten, aber durch irgendeinen Umstand nicht aufgeklappt waren. Eine einzelne solche Cyste wurde dann in einem sehr kleinen Tröpfchen Seewasser auf das Raster einer Thoma-Zeiss'schen Blutzählkammer gebracht. Nach dem Aufdrücken der

Cyste mit einer Nadel wurde das Ganze sofort über Osmiumsäure fixiert und nun die einzelnen Raster ausgezählt. Es handelt sich hier mithin um absolute Zahlen. Die Fehlerquellen sind in Anbetracht der Größe der Zahlen zu vernachlässigen.

A. med.:

Cyste etwas kleiner als normal	1175 Gameten
„ „ größer „ „	2359 „
Durchschnitt	1767 Gameten

A. wettst.:

Durchmesser der Cyste ca. 110 μ	867 Gameten
„ „ „ „ 130 μ	545 „
„ „ „ „ 140 μ	1435 „
Durchschnitt	949 Gameten

Diese Zahlen sind geeignet, etwas über die Reproduktionsfähigkeit von *Acetabularia* auszusagen. Bei einem monözischen *A. med.*-Hut mit 15000 Cysten und 1800 Gameten pro Cyste ist theoretisch die Bildung von 13500000 Zygoten möglich, die alle keimen können. Das heißt, aus einer gut entwickelten *A. med.*-Pflanze könnten an sich $13^1/_2$ Millionen Keimlinge entstehen. Aus einem *A. wettst.*-Hut mit 1800 Cysten und 950 Gameten pro Cyste könnten theoretisch 855000 Zygoten hervorgehen, denen ebensoviele Keimlinge entsprechen. Rechnerisch würde danach die Reproduktionsfähigkeit von *A. med.* 16mal größer sein als die von *A. wettst.*

F. Diskussion.

Auf Grund der gewonnenen cytologischen Ergebnisse läßt sich nunmehr ein Schema aufstellen für den Ablauf der Vorgänge am Kernapparat von *Acetabularia* während der normalen Entwicklung (hierzu Abb. 20, Schema). Als Modell wurde *A. med.* gewählt. Da sich an den *A. wettst.*-Kernen bis in die Einzelheiten hinein die gleichen Vorgänge abspielen, so gilt das Schema auch für diese Art. Die Darstellung des ersten generativen Sekundärkernes, der beim Zerfall auftritt, kann natürlich nur mit einem gewissen Vorbehalt gegeben werden, da er nicht direkt beobachtet worden ist. In bezug auf die Reifeteilungen ist das Nötige bereits oben gesagt. Im allgemeinen sind in dem hier gegebenen Schema die einander entsprechenden morphologischen und cytologischen Stadien untereinandergestellt. Für die Stielaufhellung und die Plasmawanderung gilt das jedoch nur ungefähr. Die Grenzen zwischen diesen Aufhellungsstadien sind schon an sich recht fließend. Sie werden es noch mehr, wenn man die cytologischen Vorgänge mit einbezieht. Zu Beginn des Abschnittes 1c sind diese Verhältnisse genauer besprochen worden.

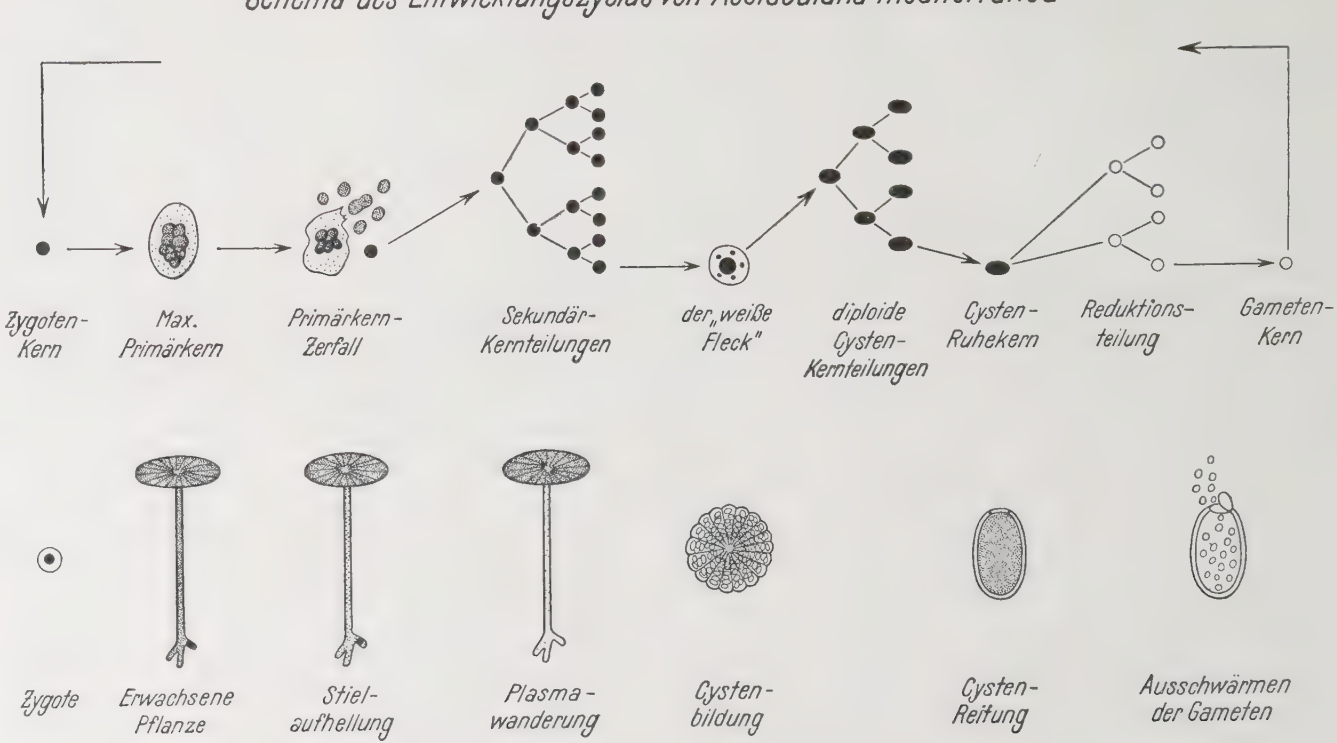


Abb. 20. Schema des Entwicklungszyklus.

Nach diesem Schema lassen sich rein cytologisch betrachtet 4 Phasen im Entwicklungszyklus unterscheiden. Die erste Phase entspricht der Herausbildung des maximalen Primärkernes. Sie ist zeitlich die längste, denn sie umfaßt das vegetative Leben der Pflanze. Die zweite Phase stellt die Sekundärkernbildung dar bis zur Herausbildung des weißen Fleckes. Die dritte Phase wird von den diploiden Cystenkernteilungen gebildet und die vierte schließlich von den Reifeteilungen, die zur Gametenbildung führen.

Es erhebt sich nun zunächst die Frage, ob durch diese Tatsachen irgend etwas an der systematischen Stellung der Acetabularieae oder an der Auffassung über die Bedeutung einzelner Stadien geändert wird. Das ist offenbar nicht der Fall. Am unklarsten war bisher die Deutung der Cysten, die in den Hutkammern entstehen. Die meisten der älteren Untersucher nannten sie Sporen. Die einzelne Hutkammer wäre danach ein Sporangium. Unter den neueren Bearbeitern spricht Printz (1927) diese Gebilde als Aplanosporen und die Hutkammern als Aplanosporangien an. Doch sind diese Bezeichnungen vor allem deshalb nicht treffend, weil von einer Spore oder Aplanospore erwartet werden müßte, daß aus ihr ein neues vegetatives Individuum seinen Ursprung nimmt. Falkenberg und Solms halten die Cysten für eine besondere Generation. Da die Cysten jedoch keine fortpflanzungsfähigen Individuen sind, so ist auch diese Auffassung nicht haltbar. Vegetative Fortpflanzung in irgendeiner Form gibt es bei *Acetabularia* offenbar nicht. Vaizey (1890) und Schussnig (1930c) betrachten die Cysten als Gametangien. Die Hutkammern wären danach Gametangienbehälter. Das würde zu der Annahme führen, daß ein klar ausgeprägtes Organ, die Hutkammer, in lauter voneinander getrennte freiliegende Gametangien zerfällt. Da das unwahrscheinlich ist, so ist wohl die Auffassung Oltmanns' den anderen vorzuziehen. Danach stellt die Hutkammer das Gametangium dar. Man muß dabei allerdings in Kauf nehmen, daß mit Ausnahme von *Dasycladus* alle Dasycladaceae und alle Acetabularieae in ihren Gametangien nicht Gameten ausbilden, wie das sonst allgemein der Fall ist, sondern daß ihre Gametangien in Cysten zerfallen und erst darin die Gameten entstehen. Am einfachsten liegen die Verhältnisse in dieser Beziehung bei *Neomeris*. Hier entsteht innerhalb des Gametangiums eine einzige gedeckelte Cyste. Bei *Bornetella* enthält das Gametangium etwa 8 derartiger Cysten und bei *Acetabularia* 100—200. *Acetabularia* ist also gegenüber den anderen Dasycladaceen vor allem dadurch ausgezeichnet, daß ihre Gametangien relativ sehr groß sind, daß sie zu einem Stand (Hut) vereinigt sind,

und daß normalerweise nur ein einziger solcher Gametangienstand gebildet wird. Außerdem nimmt sie, vorläufig jedenfalls noch, eine Sonderstellung dadurch ein, daß sie während ihres vegetativen Lebens einkernig ist. Für *A. med.* und *A. wettst.* ist das nunmehr erwiesen.

Die große Übereinstimmung der beiden morphologisch so verschiedenen Arten in allem was die Kernverhältnisse anbetrifft, legt die Annahme nahe, daß auch die übrigen bisher beschriebenen 14 *Acetabularia*-Arten, sowie *Acicularia*, *Chalmasia* und *Halicoryne* im wesentlichen die gleichen Kernverhältnisse aufweisen werden wie *A. med.* und *A. wettst.* Das aufgestellte Schema ist ein Ausdruck dafür, daß zwischen den morphologischen Stadien des Entwicklungszyklus und den dazugehörigen Kernvorgängen eine enge Korrelation besteht. Geht man von diesem Gesichtspunkt aus an die Frage heran, so wäre z. B. zu prüfen, ob es unter den Acetabularieae Formen gibt, die mehrere fertile Wirtel ausbilden, in denen zu ganz verschiedenen Zeiten Cysten entstehen. Eine derartige Form würde sich natürlich nicht in das hier aufgestellte Schema einordnen lassen. Sie ist jedoch unter den bisher beschriebenen Formen auch nicht vorhanden. Die Acetabularieae bieten vielmehr ein sehr einheitliches Bild in bezug auf die Grundzüge ihrer Entwicklung. Bei den meisten Arten entsteht normalerweise nur ein einziger Hut als Abschluß ihrer vegetativen Entwicklung. Nur als seltene Anomalie treten nach Solms-Laubach hin und wieder mehrere Hüte an einer Pflanze auf, so bei *A. moebii*, *A. calyculus* und *A. med.*[1]).

Die beiden Arten *A. caraibica* und *A. crenulata* bedürfen jedoch einer näheren Erörterung. Von *A. crenulata* gibt Solms-Laubach an, daß sie schon als junge Pflanze meist 2–4 fertile Wirtel ausbildet. Jedoch sagt er selbst, daß in den zuerst gebildeten fertilen Wirteln keine Cysten entstehen. Sie fallen vielmehr später meist ab, so daß nur der zuletzt gebildete als gekammerter Hut erhalten bleibt und erst in ihm die Cysten gebildet werden. *A. caraibica* ist außer *A. med.* und *A. wettst.* die einzige Art, über die noch eine cytologische Untersuchung vorliegt. Sie stammt von Arnoldi aus dem Jahre 1912. Arnoldi gibt an, daß im Hut deutlich Kerne zu sehen seien, etwa 100–200 pro Kammer. Neben diesen Kernen liegen nach seiner Angabe gewisse kugelförmige Körperchen, die auffallend leicht Farbstoffe an sich ziehen. Das erinnert etwas an das Verhalten der Kerne, die den weißen Fleck in den Hutkammern von *A. med.* und *A. wettst.* bilden, zumal nach Arnoldi bei *A. caraibica* ca. 100 bis

[1]) Herr Dr. Hämmerling fand unter seinem Material ebenfalls derartige Fälle.

mehr Cysten pro Kammer gebildet werden. Ferner meint Arnoldi, es sei möglich, daß die Cysten zunächst einkernig erscheinen, später aber mehrkernig werden. Er selbst hat die Bildung der Cysten nicht beobachtet, sondern nur ältere Cysten untersucht. Nach seiner Ansicht sind die Kerne in den Cysten sehr schwer zu finden. Er hält das, was er in seinen Präparaten fand, nicht für Kerne und zweifelt auch die Kerne in der Abb. Grubers von der *A. med.*-Cyste an (vgl. Abschn. C.). Darüber kann jedoch jetzt keine Unsicherheit mehr bestehen. An einer anderen Stelle bemerkt Arnoldi, daß in einigen Ausnahmefällen die Sporen-(Cysten)entwicklung auf jungen Stadien zurückgehalten werde, so daß, bevor der Protoplast (Kammerinhalt) in die Sporen (Cysten) zerfalle, er schon von festen Membranen eingeschlossen sei. Aus dieser Bemerkung hatte Hämmerling (1931) geschlossen, daß *A. caraibica* schon auf jungen Stadien vielkernig sei. Arnoldi hat sich jedoch offenbar an dieser Stelle mißverständlich ausgedrückt. Er meint nicht, daß bereits in jungen Hüten Cysten abgegrenzt werden könnten, sondern daß in reifen Hüten ausnahmsweise einmal der Inhalt einer ganzen Hutkammer zu einer einzigen Sammelcyste wird, anstatt in viele getrennte Cysten zu zerfallen. Dieselbe Erscheinung ist jedoch von Hämmerling und mir auch bei *A. wettst.* beobachtet worden. Diese Sammelcysten besitzen dann mehrere Öffnungen und können ganz normal zum Schwärmen kommen. Damit besteht auch für die Art *A. caraibica* keine Veranlassung mehr, ihr eine Ausnahmestellung unter den Acetabularieae einzuräumen.

Ganz ähnlich ist die Lage bei den drei übrigen noch zu den Acetabularieae gehörigen Gattungen *Acicularia*, *Chalmasia* und *Halicoryne*. *Acicularia schenckii* und *Chalmasia antillana* weisen nach allem was von ihnen bekannt ist, grundsätzlich den gleichen Entwicklungstypus auf wie die anderen *Acetabularia*-Arten. Nur *Halicoryne* stellt eine etwas abweichende Form dar. Sie bildet nach Solms-Laubach schon als junge Pflanze regelmäßig nacheinander, von Haarkränzen unterbrochen, mehrere fertile Wirtel aus. Jedoch stellt Solms-Laubach ausdrücklich fest, daß in jungen Pflanzen keinerlei Cystenbildung stattfindet. Erst nach Abschluß des Wachstums tritt sie ein, und er hält es für wahrscheinlich, daß mit der Cystenbildung das vegetative Leben von *Halicoryne* sein Ende erreicht hat. Die Cysten, die bei *Acicularia*, *Chalmasia* und *Halicoryne* gebildet werden, haben, von Einzelheiten abgesehen, den gleichen Bau, wie die der *Acetabularia*-Arten, d. h. sie sind meist rund, mit derber Zellwand und einem Deckel versehen.

Zusammenfassend läßt sich demnach sagen, daß keine der bisher neben *A. med.* und *A. wettst.* beschriebenen 14 *Acetabularia*-Arten sowie *Acicularia*, *Chalmasia* und *Halicoryne* in ihrer Entwicklung einen Hinweis darauf bietet, daß bei ihnen wesentlich andere cytologische Verhältnisse vorliegen müssen als bei den beiden hier untersuchten Arten. Es kann als wahrscheinlich betrachtet werden, daß für sie alle in den Grundzügen das gleiche karyologische Schema gilt, wie es oben dargestellt wurde. Völlige Sicherheit darüber kann natürlich nur eine eingehende cytologische Untersuchung der betreffenden Formen erbringen. Es sind dabei im einzelnen noch eigenartigere Größenverhältnisse des Systems und seiner Komponenten zu erwarten, als sie bereits *A. med.* bietet. *Acetabularia gigas* z. B. bildet nach Solms-Laubach Stiele von 25 cm Länge aus. Die Hüte haben Durchmesser von 3 cm und die Cysten messen 770 μ.

G. Zusammenfassung.

An Kulturmaterial von *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia wettsteinii* wurden alle Entwicklungsstadien von der Zygote bis zur Gametenbildung cytologisch untersucht. Es ergab sich dabei eine völlige Parallelität der Vorgänge am Kernapparat beider Arten. Im einzelnen zeigte sich, daß der Primärkern von *A. wettst.* genau wie der von *A. med.* durch einfaches Wachstum aus dem Zygotenkern hervorgeht. Andere Kerne konnten während des vegetativen Lebens, d. h. bis zur Ausbildung des maximalen Hutes, nicht nachgewiesen werden. *A. wettst.* stellt daher genau wie *A. med.* während ihres vegetativen Lebens eine einkernige monoenergide Zelle dar. Die morphologischen Unterschiede im Bau der Primärkerne beider Arten werden besprochen. Es konnten an ihnen keinerlei Polyploidie- oder Polyenergieerscheinungen aufgefunden werden. An Hand von Zahlenmaterial wird gezeigt, daß bei dem größten Teil aller voll erwachsenen *Acetabularia*-Pflanzen der Primärkern Zerfallserscheinungen aufweist, und daß dieser Zerfall ein relativ langsamer Vorgang ist. Die Zerfallserscheinungen werden im einzelnen beschrieben. Nach dem Primärkernzerfall wurden im Rhizoid Sekundärkernteilungen gefunden, und zwar in verschiedener Menge, von ganz wenigen bis zu sehr vielen. Aus der Seriierung der Präparate wird geschlossen, daß die Sekundärkernbildung von einem kleinen generativen Kern ausgeht, der beim Zerfall des Primärkernes frei wird. Die Sekundärkernteilungen beginnen normalerweise erst, nachdem der Primärkernzerfall beendet ist. Aus dem Vergleich mit in den

Cysten festgestellten Chromosomenzahlen ergibt sich, daß die Sekundärkernteilungen diploid sind. Aus der cytologischen Untersuchung von Regenerationsexperimenten an *A. med.* wird geschlossen, daß die Amputation (= Anregung zur Regeneration) imstande ist, einen kurz bevorstehenden Primärkernzerfall oder einen bereits begonnenen Primärkernzerfall in seinem Ablauf zu verzögern bzw. sogar zu sistieren.

Die cytologische Untersuchung der Cystenbildung ergab, daß der „weiße Fleck" (Woronin) aus einem vergrößerten Sekundärkern besteht, umgeben von einer mächtig entwickelten Hülle, in der mit Kernfarbstoffen stark färbbare Granula unbekannter Natur vorhanden sind. Die Cysten von *A. wettst.* werden ebenso einkernig angelegt wie die von *A. med.* Die Vorgänge der Cystenbildung wurden an lebenden Hüten beider Arten photographisch verfolgt. Auf Grund der dabei gemachten Beobachtungen wird ein Schema dieses Vorganges aufgestellt. An Hand von Zählungen der Cysten und Gameten werden Zahlen für die theoretische Reproduktionsfähigkeit der beiden Arten gegeben. Die Vorgänge in den Cysten wurden verfolgt und festgestellt, daß die zunächst ablaufenden Cystenkernteilungen diploid sind. Die Reifeteilungen finden erst kurz vor der Gametenbildung statt. Die Existenz einer teilungsfähigen Haplophase ist daher sehr unwahrscheinlich. Beide *Acetabularia*-Arten sind vielmehr als reine Diplonten aufzufassen. In den reifen Cysten konnten Diakinesestadien gefunden werden. In jungen *A. med.*-Cysten wurden diploid 20 Chromosomen gezählt, in reifen Cysten haploid 10. Die diploiden Platten von *A. wettst.* waren nicht mit Sicherheit zählbar, es sind wahrscheinlich 24. In reifen Cysten wurden haploide Platten mit 12 Chromosomen gezählt.

Auf Grund der cytologischen Ergebnisse wird ein Schema für die Kernvorgänge während des Entwicklungszyklus entworfen. Die Anwendbarkeit dieses Schemas auf die außer *A. med.* und *A. wettst.* bekannten Acetabularieae wird diskutiert. Danach ist es wahrscheinlich, daß auch bei den bisher außer *A. med.* und *A. wettst.* beschriebenen 14 *Acetabularia*-Arten sowie bei *Acicularia*, *Chalmasia* und *Halicoryne* im wesentlichen dieselben Kernverhältnisse bestehen, wie bei den untersuchten Arten.

Literaturverzeichnis.

Arnoldi, W. (1912): Algologische Studien. Flora (Jena) N. F. **4**, 85.

de Bary, A. u. E. Strassburger (1877): Acetabularia mediterranea. Bot. Ztg. **35**.

Bauer, H. (1938): Die polyploide Natur der Riesenchromosomen. Naturwiss. **26**, 77.

Engler-Prantl (1927): Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl.

Föyn, B. (1936): Über die Kernverhältnisse der Foraminifere Myxotheca arenilega Schaud. Arch. Protistenkde **87**, 272.

Geitler, L. (1938): Über den Bau des Ruhekerns mit besonderer Berücksichtigung der Heteropteren und Dipteren. Biol. Zbl. **58**, 152.

Hämmerling, J. (1931 32): Entwicklung und Formbildungsvermögen von Acetabularia mediterranea I u. II. Biol. Zbl. **51**, 633 u. **52**, 42.

— (1934 a): Die Geschlechtsverhältnisse von Acetabularia med. und Acetabularia wettst. Arch. Protistenkde **83**, 57.

— (1934 b): Über formbildende Substanzen bei Acetabularia mediterranea, ihre räumliche und zeitliche Verteilung und ihre Herkunft. Roux' Arch. **131**, 1.

— (1934 c): Über Genomwirkungen und Formbildungsfähigkeit bei Acetabularia. Ibid. **132**, 424.

— (1934 d): Entwicklungsphysiologische und genetische Grundlagen der Formbildung bei der Schirmalge Acetabularia. Naturwiss. **22**, 829.

— (1936): Studien zum Polaritätsproblem I—III. Zool. Jb. **56**, 440.

Milojević, B. D. (1925): Zur Entwicklungsgeschichte der Gregarina cuneata (F. St.) mit besonderer Berücksichtigung der Entstehung des Geschlechtskerns. Arch. Protistenkde **50**, 1.

Oltmanns, Fr. (1923): Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl.

Printz, H. (1927): Die Chlorophyceae (in: Engler-Prantl, Die nat. Pflanzenfam.).

Schmitz, Fr. (1880): Über die Zellkerne der Tallophyten. Verh. naturh. Ver. preuß. Rheinl. u. Westf. **37**, 127.

Schussnig, Br. (1929): Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen. II. Mitt. Ber. dtsch. bot. Ges. **47**, 266.

— (1930 a): Phykologische Beiträge III. Acetabularia wettsteinii, nov. spec. Österr. bot. Z. **79**, 333.

— (1930 b): Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen. Ibid. **79**, 58 u. 322.

— (1930 c): Phylogenie der Fortpflanzung bei den Siphoneen. Z. ind. Abst.lehre **54**, 260.

— (1935): Neuere Vorstellungen über die Phylogenie der Grünalgen. Biol. generalis (Wien) **11**, II. T., 192.

Solms-Laubach, H. Graf zu (1895): Monograph of the Acetabularieae. Trans. Linn. Soc. of London **5**, II. Ser., Part I.

Tischler (1922): Pflanzenkaryologie, in: Handbuch der Pflanzenanatomie **2**.

Vaizey, J. R. (1890): Alternation of generations in green plants. Ann. of Bot. **4**, 375.

Woronin, W. (1862): Recherches sur les algues marines Acetabularia Lamx. et Espera Dcne. Ann. des Sci. natur. Ser. 4, Bot. **16**.

Tafelerklärung.

Tafel 11—12.

Tafel 11.

Fig. 1—9. Photographische Serienaufnahme der Cystenbildung bei *A. wettst.* Text zu den Aufnahmen in der Arbeit selbst (S. 205, 206).

Fig. 10—16. *A. med.* Photographische Serienaufnahme der Cystenbildung. Vergr. in beiden Fällen ca. 25×.

Tafel 12.

Fig. 17. *A. med.* Mehrkernige Cysten. Naw. Anthr. bl. Vergr. ca. 210×. (Nach einem Präparat von Herrn Dr. Hämmerling.)

Fig. 18. *A. wettst.* Einkernige Cyste. Etwa 20 Stunden alt. Dammann Anthr. bl. Vergr. ca. 510×.

Fig. 19. Vergleich einer fast erwachsenen *A. wettst.*-Pflanze mit einer, die soeben Cysten gebildet hat. Die Aufhellung des Rhizoides und des Stieles ist deutlich. Vergr. ca. 8×.

Fig. 20. *A. med.* Etwa 3 Monate alte Cysten, 2 Tage nach der Behandlung mit Süßwasser, 6 μ, San Fel. Feulgen. Vergr. ca 245×.

Fig. 21. *A. med.* Etwa 3 Monate alte Cyste, 3 Tage nach der Behandlung mit Süßwasser, 6 μ, San Fel. Feulgen. Vergr. ca. 245×. Fertige Gametenkerne. Die Abgrenzung der Gameten ist nicht zu erkennen, da die Lichtbrechungsunterschiede dafür zu gering sind.

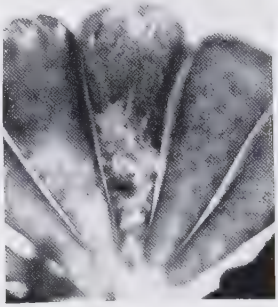
Fig. 22. Der „weiße Fleck" von *A. wettst.* nach Karmin-Essigsäure-Präparat. Die vorher im Leben hell erscheinenden Flecke sind jetzt dunkel gefärbt. Vergr. ca. 50×.

Fig. 23. *A. wettst.* Leere Cysten nach dem Schwärmen der Gameten. Vergr. ca. 117×.

Fig. 24. *A. wettst.* Cyste mit ausschlüpfenden Gameten. Osmiumräucherung. Vergr. ca. 500×.

Fig. 25. *A. med.* Leere Cysten nach dem Schwärmen der Gameten. Vergr. ca. 117×.

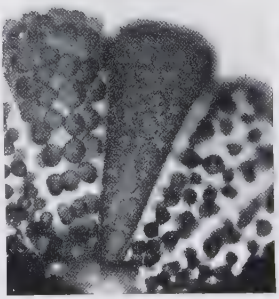
1



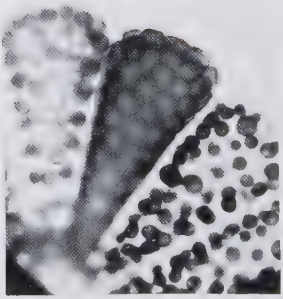
2

3

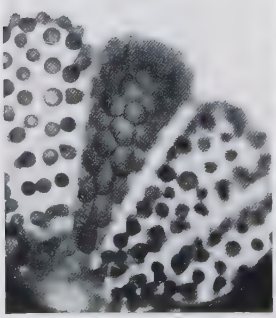
4



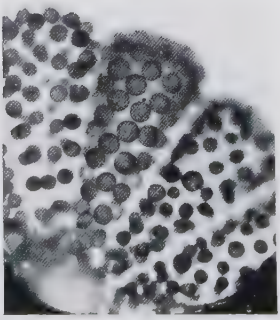
5



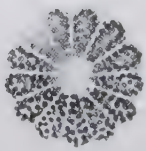
6



7

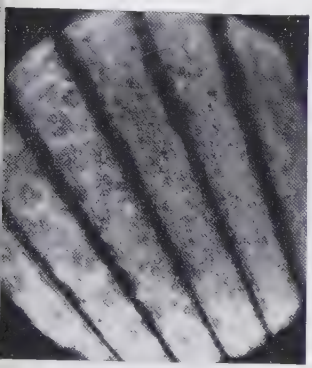


8

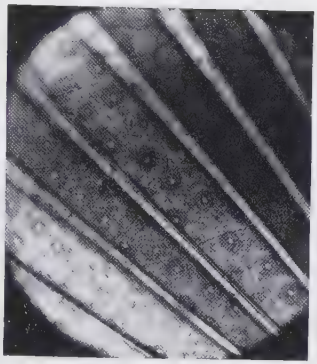


9

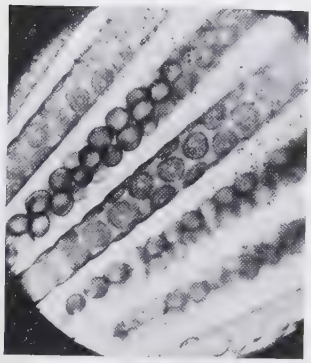
VERLAG VO



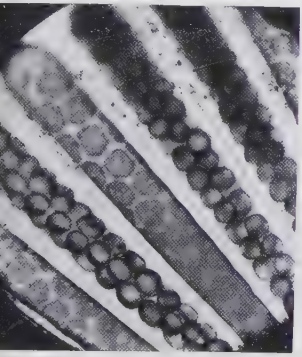
10



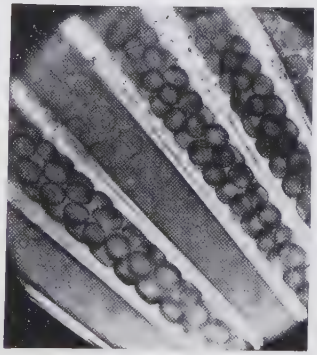
11



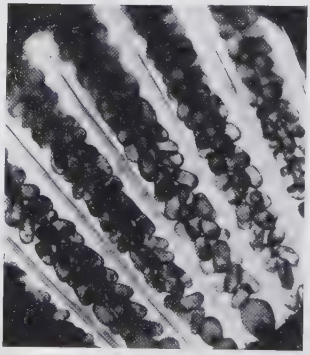
12



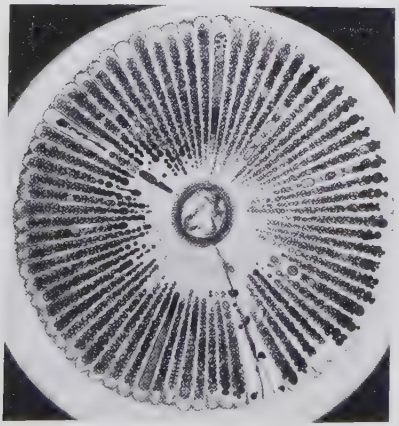
13



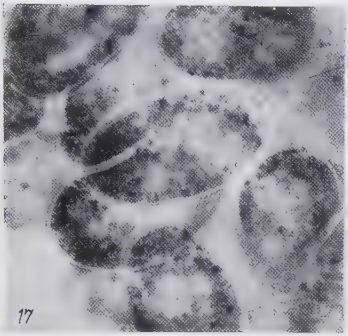
14

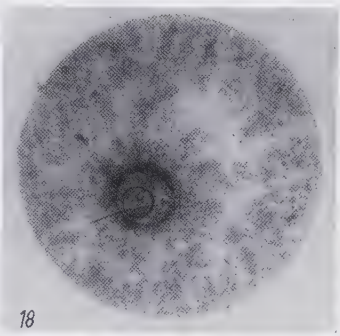


15



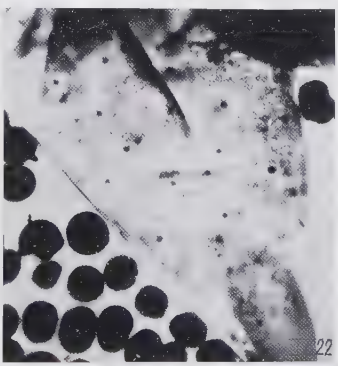
16

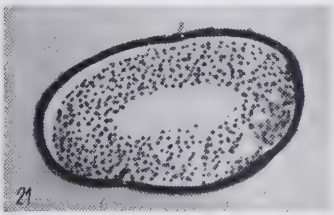

17

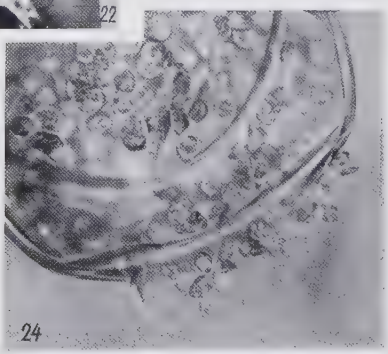

18

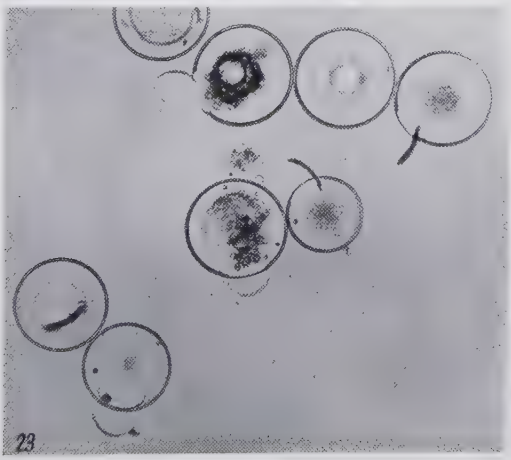
19

20


22


21


24


23

25

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

Lebenslauf.

Ich, Karl Ludwig Schulze, wurde am 28. Februar 1911 als Sohn des Färbereileiters Friedrich August Schulze in Aachen geboren. Nach 3jährigem Besuch einer Bürgerschule in Altenburg wurde ich Schüler des Realgymnasiums zu Luckenwalde und bestand Ostern 1929 die Reifeprüfung. Im Anschluß daran machte ich eine 2jährige kaufmännische Lehrzeit in Hamburg durch und betätigte mich weitere 2 Jahre als Journalist. Danach studierte ich in Berlin Biologie und begann meine Doktorarbeit am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem, unter der Leitung von Herrn Professor Dr. M. Hartmann. Die Arbeit wurde im Sommer 1938 abgeschlossen.